Министерство сельского хозяйства Российской Федерации

Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Саратовский государственный аграрный университет
имени Н. И. Вавилова»

ЗООПСИХОЛОГИЯ

краткий курс лекций

Специальность
36.05.01 Ветеринария

Саратов 2017

УДК 575.8
ББК 74.264
П88

Рецензенты:

Профессор кафедры «Физиология и патологическая физиология», доктор ветеринарных наук, профессор ФГБОУ ВО «Казанская ГАВМ»
Т.В. Гарипов
Профессор кафедры «Болезни животных и ВСЭ», доктор биологических наук, профессор ФГОУ ВО Саратовский ГАУ
Т.Н. Родионова

П88 Зоопсихология: краткий курс лекций для обучающихся III курса специальности (специальности) 36.05.01 - Ветеринария / Сост.: Н.А. Пудовкин, // ФГБОУ ВО Саратовский ГАУ. – Саратов, 2017. – 76 с.

Краткий курс лекций по дисциплине «Зоопсихология» составлен в соответствие с рабочей программой дисциплины и предназначен для обучающихся специальности 36.05.01 - Ветеринария. Краткий курс лекций содержит основные законы и закономерности поведения животных. Направлен на формирование у обучающихся знаний об основных закономерностей поведения животных и понимания этих процессов.

УДК 575.8
ББК 74.264

Введение.

В настоящее время наука о поведении животных – зоопсихология – переживает период активного развития. Только за последние десять лет появился ряд новых журналов, а также сайтов Интернета, посвященных проблемам зоопсихологии, в периодических изданиях по биологии и психологии публикуются многочисленные статьи, отражающие развитие основных отраслей этой науки.

Изучение поведения животных привлекало внимание ученых на всех стадиях развития человеческого общества. Наука о поведении животных создавалась и развивалась учеными, которые придерживались порой диаметрально противоположных взглядов на природу одних и тех же явлений. Наверное, в способе изучения этих явлений, в их истолковании отразились все существующие философские системы, а также религиозные воззрения.

Лекция 1

ЗООПСИХОЛОГИЯ КАК НАУКА

1.1. История зоопсихологии

Зоопсихология с античных времен до создания первого эволюционного учения. Традиционно принято разделять историю зоопсихологии на два периода: 1) до создания Ч. Дарвином эволюционного учения в 1859 г.; 2) период после Дарвина. К последнему периоду часто применяют еще термин «научная зоопсихология», подчеркивая тем самым, что до развития эволюционного учения эта наука не имела под собой серьезной базы и потому не могла считаться самостоятельной. Тем не менее многих видных ученых древности и Средневековья можно с полным правом причислить к зоопсихологам.

Одним из основных вопросов, который занимал умы исследователей античности, был вопрос о том, существует ли различие между сложной деятельностью животных и разумной деятельностью человека. Именно по поводу этого вопроса и происходили первые столкновения философских школ. Так, древнегреческий философ **Эпикур** (341–270 до н. э.) и его последователи, особенно римский поэт, философ и ученый **Лукреций** (V в до н. э., главный труд «О природе вещей»), утверждали, что животное, так же как и человек, обладает душой, но при этом со всей определенностью отстаивали положение о материальности такой «души». Сам Лукреций неоднократно говорил, что целесообразные действия животных являются результатом своеобразного естественного отбора, так как выживать в меняющихся условиях могут лишь животные, обладающие полезными для организма свойствами.

В противоположность взглядам материалистов древнегреческие философы **Сократ** (470–399 до н. э.) и **Платон** (427–347 до н. э.) рассматривали душу как божественное явление, не связанное с телом. По утверждениям Платона, душа заметно старше тела, и души человека и животных различны, так как душа человека обладает чисто мыслительной силой. Животным же присуща только низшая форма души – побуждение, влечение. Позднее на основе этого мировоззрения были сформированы первые представления об инстинктах. Большинство современных ученых-зоопсихологов склоняются к мысли, что само представление об инстинкте родилось на основе идеалистического противопоставления души человека и животного.

Первым естествоиспытателем среди философов древности по праву можно назвать древнегреческого ученого и философа **Аристотеля** (485–423 до н. э., трактат «О душе»).

Аристотель впервые начал разделять врожденные и приобретенные компоненты поведения. Он отмечал у многих животных способность к индивидуальному научению и запоминанию выученного, которой придавал большое значение.

Учение Аристотеля нашло продолжение и дальнейшее развитие в учениях стоиков, хотя в некоторых отношениях здесь обнаруживаются и существенные расхождения. Стоики, в частности древнегреческий философ **Хризипп** (280–206 до н. э.), впервые дают определение инстинкта. Инстинкт понимается ими как прирожденное, целеустремленное влечение, направляющее движения животного на приятное, полезное и уводящее его от вредного и опасного. Показательны были опыты с утятами, высиженными курицей, которые тем не менее в момент опасности старались скрыться в воде. В качестве других примеров инстинктивного поведения Хризипп

ссылался на гнездостроение и заботу о потомстве у птиц, постройку сот у пчел, умение паука ткать паутину. По мнению стоиков, все эти действия животные совершают бессознательно, так как разума у них просто-напросто нет. Инстинктивные действия животные осуществляют без понимания смысла своей деятельности, на основе чисто врожденных знаний. Особенно показательно, по мнению стоиков, то, что одни и те же действия выполнялись всеми животными одного и того же вида одинаково.

Зоопсихология в XVIII–XIX вв. Следующие значимые исследования в области зоопсихологии были сделаны только после тысячелетнего перерыва, когда во времена Средневековья началось возрождение научного творчества, но только в XVIII в. предпринимаются первые попытки изучения поведения животных на прочном фундаменте достоверных фактов, получаемых в результате наблюдений и экспериментов. Именно в это время появились многочисленные труды выдающихся ученых, философов и натуралистов, оказавшие большое влияние на дальнейшее изучение психической деятельности животных.

Одним из первых зоопсихологов по праву можно считать французского философа-материалиста, врача по образованию **Ж.-О. Ламеттри** (1709–1751) взгляды которого в дальнейшем оказали большое влияние на научное творчество Ж-Б. Ламарка. По мнению Ламеттри, инстинкты представляют собой совокупность движений, выполняемых животными вынужденно, вне зависимости от размышлений и опыта. Ламеттри полагал, что инстинкты направлены в первую очередь на выживание вида и имеют строгую биологическую приспособленность. Он не останавливался на изучении инстинктивной деятельности тех или иных видов животных, а старался проводить параллели, сопоставляя психические способности разных млекопитающих, а также птиц, рыб, насекомых. В итоге Ламеттри пришел к выводу о постепенном увеличении психических способностей от более простых существ к более сложноорганизованным и поставил на вершину этой своеобразной эволюционной лестницы человека.

В середине XVIII в. увидел свет «Трактат о животных» французского философа и педагога **Э.Б. Кондильяка** (1715–1780). В этом трактате ученый специально рассматривал вопрос о происхождении инстинктов животных. Заметив сходство инстинктивных действий с действиями, которые выполняются по привычке, Кондильяк пришел к выводу, что инстинкты произошли из разумных действий путем постепенного выключения сознания. Таким образом, по его мнению, в основе любого инстинкта лежит разумная деятельность, которая за счет постоянных упражнений вошла в привычку, а уж затем превратилась в инстинкт.

Подобная точка зрения на теорию инстинктов вызвала жаркие споры. Одним из ярых противников Кондильяка был французский биолог **Ш.Ж. Леруа.** В работе «Философские письма об уме и способности животных к совершенствованию» (1802), увидевшей свет на 20 лет позже главного труда Кондильяка, он выдвинул задачу изучения происхождения разума от инстинкта животных в результате повторяющегося действия ощущения и упражнения памяти. В основе трактата Леруа лежали многолетние полевые исследования. Будучи увлеченным ученым-натуралистом, он настойчиво доказывал, что психическая деятельность животных и особенно их инстинкты могут быть познаны лишь при наличии всесторонних знаний об их естественном поведении и с учетом их образа жизни.

Одновременно с Леруа изучением инстинктов животных занимался другой великий французский натуралист **Ж.Л. Бюффон** (1707–1788, «Histoire naturelle des animaux», 1855). Положив в основу своих исследований опыты полевой работы,

Бюффон впервые смог правильно растолковать результаты проведенных исследований, избежав антропоморфных толкований поведения.

Бюффон утверждал, что сложные действия животных являются результатом сочетания врожденных природных функций, доставляющих животному удовольствие, и привычек. Эта концепция, в основу которой были положены многочисленные полевые наблюдения и опыты, во многом предвосхитила развитие зоопсихологии, дав пищу для ума будущим исследователям.

Дальнейшее становление зоопсихологии как науки тесно связано с другим направлением биологии – теорией эволюционного учения.

Первое эволюционное учение было предложено в начале XIX в. французским натуралистом **Ж.-Б. Ламарком** (1744–1829, «Философия зоологии»). Это учение еще не было целостным, законченным исследованием и во многом проигрывало более поздним концепциям Ч. Дарвина, но именно оно послужило новым толчком для дальнейшего развития зоопсихологии. Ламарк положил в основу своей эволюционной концепции представление о направляющем действии психического фактора. Он полагал, что внешняя среда действует на животный организм опосредованно, путем изменения поведения животного. В результате этого воздействия возникают новые потребности, которые в свою очередь влекут за собой изменения в строении организма путем большего упражнения одних и неупражнения других органов. Таким образом, по мнению Ламарка, любое физическое изменение базируется в первую очередь на поведении, т. е. он вслед за Э.Б. Кондильяком определял психическую деятельность как основу самого существования животного.

Ламарк утверждал, что инстинктивное поведение животных изменчиво и тесно связано с окружающей средой. По его представлениям, инстинкты возникли в процессе эволюции в результате длительных воздействий на организм определенных агентов среды. Эти направленные действия привели к совершенствованию всей организации животного через формирование полезных привычек, которые закрепились в результате многократного повторения. Ламарк говорил о наследовании привычек, причем зачастую даже привычек, приобретенных в рамках одного поколения, так как никто еще не мог дать точный ответ, сколько нужно времени, чтобы под воздействием тех или иных упражнений у животного сформировался тот или иной инстинкт. Но одновременно Ламарк утверждал, что многие инстинкты крайне живучи и будут передаваться из поколения в поколение, пока в жизни популяции не произойдет какого-либо кардинального изменения. Ламарк видел в инстинктах животных не проявления какой-то таинственной сверхъестественной силы, таящейся в организме, а естественные реакции последнего на воздействия среды, сформировавшиеся в процессе эволюции. При этом и инстинктивные действия также несут ярко выраженный приспособительный характер, поскольку постепенно закреплялись именно выгодные организму компоненты поведения. Однако и сами инстинкты рассматривались Ламарком как изменчивые свойства животного. Тем самым взгляды Ламарка выгодно отличаются от встречающихся до наших дней воззрений на инстинкт как на воплощение неких сугубо спонтанных внутренних сил, изначально обладающих целесообразной направленностью действия.

Развитие зоопсихологии и эволюционное учение Ч. Дарвина. Развитие зоопсихологии как науки невозможно представить без концепций эволюционного учения, разработанного Ч. Дарвином (1809–1882).

Дарвин подчеркивал большую роль естественного отбора в формировании инстинктов, отмечая, что во время этого процесса происходит накопление изменений,

выгодных для вида, которое продолжается до возникновения новой формы инстинктивного поведения. Кроме того, базируясь на изучении внешних проявлений эмоционального состояния человека, он создал первое сравнительное описание инстинктов, свойственных как животным, так и человеку. Хотя постоянное сопоставление чувств человека и животных со стороны выглядит как антропоморфизм, для Дарвина оно являлось признанием общности биологических основ поведения животных и человека и предоставляло возможность изучения их эволюции.

В трудах «Происхождение видов», «Выражение эмоций у человека и животных» Дарвин дал обоснованное естественно-научное объяснение целесообразности инстинктов животных. Он классифицировал инстинкты так же, как и классифицировал системы органов животного, подчеркивая, что естественный отбор сохраняет полезные изменения врожденного поведения и упраздняет вредные. Это происходит потому, что любые изменения поведения связаны с морфологическими изменениями в нервной системе и органах чувств. Именно эти особенности строения нервной системы, например изменения в строении коры головного мозга, передаются по наследству и подвергаются изменчивости вместе с другими морфологическими признаками. Целесообразность инстинктов, по мнению Дарвина, является результатом естественного отбора.

Как показали более поздние исследования, такая трактовка Дарвина не вполне корректна, а подразделение психической деятельности на однообразные и изменчивые компоненты весьма условна, поскольку в более сложных формах поведения любые элементы поведения выступают в комплексе. Соответственно, на каждом филогенетическом уровне эти элементы достигнут одинаковой степени развития. Но для того чтобы разобраться в этом, потребовалось не одно десятилетие. А само учение Дарвина является знаковым в развитии зоопсихологии: впервые на основе огромного количества фактического материала было доказано, что психическая деятельность животных подчиняется тем же естественно-историческим закономерностям, что и все другие проявления их жизнедеятельности.

Зоопсихология в России. Одним из крупных российских эволюционистов, работавших над учением об инстинкте одновременно с Ч. Дарвином, был профессор Московского университета **К.Ф. Рулье** (1814–1858). Он был одним из первых российских ученых, выступавших против представлений о сверхъестественной природе инстинкта. Рулье доказывал, что инстинкты являются неотъемлемой частью жизнедеятельности животных и их следует изучать наравне с анатомией, экологией и физиологией. Рулье особенно подчеркивал взаимосвязь инстинктов со средой обитания животных, он считал, что их возникновение и развитие тесно связано с другими проявлениями жизнедеятельности, поэтому изучение инстинктов невозможно без комплексного исследования всех основных ее проявлений.

Зарождение инстинктов, их дальнейшее развитие, по мнению Рулье, было подчинено общей биологической закономерности и являлось результатом материальных процессов, воздействия внешнего мира на организм. Он полагал, что инстинкт – это выработанная условиями жизни конкретная реакция на проявления среды, которая сформировалась за многолетнюю историю вида. Основными факторами происхождения инстинктов, по Рулье, являются наследственность, изменчивость и повышение уровня организации животного в историческом процессе. Рулье также считал, что инстинкты высокоразвитых животных могут изменяться в процессе получения нового опыта.

Следует особо отметить, что Рулье каждый пример использования инстинкта старался наполнить конкретным содержанием, он никогда не употреблял этот термин голословно, без приложения научных доказательств, чем зачастую грешили ученые того времени. Эти доказательства он получал во время многочисленных полевых исследований, а также экспериментов, в которых делал упор на выявление роли и взаимодействия факторов среды и физиологических процессов. Именно благодаря такому подходу труды Рулье заняли ведущее место среди работ естествоиспытателей середины XIX в.

Дальнейшие работы по изучению инстинктов, послужившие формированию зоопсихологии как науки, относятся к началу XX в. Именно в это время увидел свет фундаментальный труд русского зоолога и психолога **В.А. Вагнера** (1849–1934, «Биологические основания сравнительной психологии», 1910–1913). Автор, основываясь на огромном количестве материала, полученного как в полевых условиях, так и в многочисленных экспериментах, дал глубокий анализ проблеме инстинкта и научения. Эксперименты Вагнера затрагивали как позвоночных, так и беспозвоночных животных, что позволило ему сделать выводы о возникновении и развитии инстинктов в разных филогенетических группах. Он пришел к выводу, что инстинктивное поведение животных возникло в результате естественного отбора под воздействием внешней среды и что инстинкты нельзя считать неизменными. По Вагнеру, инстинктивная деятельность – это развивающаяся пластическая деятельность, подверженная изменениям под действием внешних факторов среды.

В качестве иллюстрации изменчивости инстинкта Вагнер приводил свои опыты с гнездостроением у ласточек и плетением ловчих сетей у пауков. Детально изучив эти процессы, ученый пришел к выводу, что, хотя инстинктивное поведение и подвержено изменениям, все инстинктивные действия происходят в четких видотипических рамках, стабильными в пределах вида являются не сами инстинктивные действия, а радиус их изменчивости.

В последующие десятилетия многие российские ученые проводили исследования изменчивости инстинктивного поведения животных и его связи с научением. Например, российский физиолог, ученик И.П. Павлова **Л.А. Орбели** (1882–1958) занимался анализом пластичности поведения животных в зависимости от степени их зрелорождения. Российский орнитолог **А.Н. Промптов** (1898–1948), изучавший поведение высших позвоночных (птиц и млекопитающих), выделил в их инстинктивных действиях целостные условно-рефлекторные компоненты, формирующиеся в процессе онтогенеза, т. е. индивидуального развития особи. Именно эти компоненты, по Промптову, обусловливают пластичность инстинктивного поведения (подробнее об этом см. 2.1, с. 27). А взаимодействие врожденных компонентов поведения с приобретенными на их основе в течение жизни условными рефлексами дает видотипичные особенности поведения, которое Промптов назвал «видовым стереотипом поведения».

Гипотезу Промптова поддержала и развила его коллега, российский орнитолог **Е.В. Лукина.** В результате опытов с птицами отряда воробьинообразных она доказала, что молодые самки, гнездящиеся впервые в жизни, строят гнезда, характерные для своего вида. Но этот стереотип может нарушаться, если условия среды нетипичны. Например, серая мухоловка, которая обычно строит гнезда в полудуплах, за отставшей корой, в случае отсутствия укрытий подобного рода может построить гнездо и на горизонтальной ветке, и даже на земле. Здесь модификация инстинкта гнездостроения прослеживается в отношении местоположения гнезда. Модификации могут

наблюдаться и в замене гнездостроительного материала. Например, птицы, обитающие в крупных городах, в качестве гнездостроительного могут использовать совсем не обычный материал: вату, трамвайные билеты, веревки, марлю.

В 1940—1960-х гг. зоопсихология наряду с генетикой в нашей стране была объявлена лженаукой: закрывались многочисленные лаборатории, ученые подвергались массовым репрессиям. Только с середины 1960-х гг. началось ее постепенное возрождение. Связано оно в первую очередь с именами таких крупных зоопсихологов, как **Н.Н. Ладыгина-Котс** (1889–1963) и ее ученик **К.Э. Фабри** (1923–1990), который разработал курс лекций по зоопсихологии и этологии для факультета психологии МГУ. Основная тематика работ Фабри связана с изучением онтогенеза поведения и психики животных, эволюции психики, психической деятельности приматов, этологических и биопсихологических предпосылок антропогенеза. Фабри является автором первого и по настоящее время практически непревзойденного учебника по зоопсихологии, который с 1976 г. выдержал уже три переиздания. Именно благодаря К. Фабри на русский язык были переведены многочисленные работы по зоопсихологии и этологии, в том числе и классические работы К. Лоренца и Н. Тинбергена – основателей современной этологии.

1.2. Предмет, задачи, методы и значение зоопсихологии

Зоопсихология – наука, занимающаяся изучением психической деятельности животных во всех ее проявлениях. *Предмет* зоопсихологии можно определить как предмет науки о проявлениях, закономерностях и эволюции психического отражения на уровне животного, о происхождении и развитии в онто– и филогенезе психических процессов у животных и о предпосылках и предыстории человеческого сознания. Кроме того, предметом зоопсихологии является происхождение и развитие психической деятельности у животных, а как следствие этого – предпосылки возникновения и развития человеческого сознания.

Объектом зоопсихологии является поведение животных. Кроме зоопсихологии, поведение животных изучают и другие науки, например этология, нейрофизиология, физиология высшей нервной деятельности, бионика. Под *поведением животных* понимается совокупность проявлений внешней, преимущественно двигательной активности животного, направленной на установление жизненно необходимых связей организма со средой. Ученый-зоопсихолог изучает весь комплекс проявлений поведения и психической деятельности животного, рассматривая процесс психического отражения как продукт его внешней активности. При изучении этого процесса он никогда не ограничивается только поведением животного, стараясь рассмотреть весь психический аспект возникновения и развития именно этого типа поведения.

Рассматривая объект зоопсихологических исследований – поведение животных, следует указать на то, что зоопсихология в отличие от классической психологии, где всего один объект исследований – человек, имеет огромное количество объектов, число которых до сих пор достоверно неизвестно. Ежегодно в мире описываются сотни новых видов животных. Каждый вид имеет свои биологические, а следовательно, и психические особенности, поэтому для создания более или менее полной базы зоопсихологических данных надо тщательно исследовать хотя бы по одному представителю семейства, а в лучшем случае – и рода. Однако современные зоопсихологи весьма далеки от этой цели, так как обстоятельно и достоверно изучены только несколько десятков видов насекомых, рыб, птиц и млекопитающих, а о

поведении подавляющего большинства видов имеются лишь обрывочные сведения. В современной психологии термин «животное» можно употреблять только в сравнительно-психологическом понимании, когда речь идет о низких уровнях организации психики в целом.

Следует более подробно остановиться на понятиях, которыми часто оперируют зоопсихологи, а именно: психика, поведение и психическая деятельность животных.

Психика зарождается только на определенном этапе развития органического мира и является высшей формой отражения объективной реальности. Выражается психика в способности высокоорганизованных живых существ отражать своим состоянием окружающий мир. Возникновение психики напрямую связано с появлением животной формы жизни, так как при изменении условий жизнедеятельности появилась потребность качественно нового отражения объективной действительности. Психика позволяет живому организму соотносить свою активность с компонентами среды, поэтому для обеспечения нормальной жизнедеятельности в меняющихся условиях среды у подавляющего большинства животных появился единый центр контроля нервной деятельности организма – головной мозг.

Психика животных тесно связана с *поведением,* под которым понимаются все проявления внешней (двигательной) активности, направленные на установление связей с окружающей средой. Психическое отражение осуществляется на основе этой активности в ходе воздействий животного на окружающий мир. Отражаются не только компоненты среды, но и само поведение животного, а также изменения в окружающей среде, произведенные в результате этого воздействия. В психике высших позвоночных наиболее полноценное и глубокое отражение окружающих предметов совершается именно в результате их изменений под воздействием поведенческих актов животного. Как писал К. Фабри, «справедливо считать психику функцией животного организма, состоящей в отражении предметов и явлений окружающего мира в ходе и результате направленной на этот мир активности, т. е. поведения. Внешняя активность и ее отражение, поведение и психика составляют неразрывное органическое единство и могут лишь условно расчленяться для научного анализа. Как показал еще И.М. Сеченов, психика зарождается и умирает с движением, поведением».

Поведение – первопричина психического отражения, но хотя психика и является производной поведения, именно она, корректируясь, направляет внешнюю активность организма в нужное русло взаимодействия со средой обитания. Адекватно отражая окружающий мир с помощью психики, животное приобретает возможность ориентироваться в нем, строить свои отношения с компонентами среды.

Основные методы зоопсихологических исследований.

Методы зоопсихологических исследований разнообразны, но все они в целом сводятся к постановке перед животными определенных задач. Большинство из этих методов разработаны еще в начале XX в., и с тех пор с успехом применяются в большинстве зоопсихологических лабораторий.

Метод лабиринта. Основная задача для животного – найти путь к цели, которая непосредственно им не воспринимается. Конечной целью может служить как пищевая приманка, так и убежище, половой партнер. В случае заметного отклонения от цели может применяться наказание животного.

Другой не менее популярный метод зоопсихологических исследований получил название *метод обходного пути.* Здесь для достижения цели животному необходимо обойти одну или несколько преград. В отличие от метода лабиринта конечная цель непосредственно воспринимается объектом на протяжении всего пути.

Метод дифференцировочной дрессировки направлен на выявление способности животного к различению нескольких объектов или признаков. Правильный выбор вознаграждается, в случае ошибки применяется наказание. Постепенно уменьшая различия между объектами, можно выявить пределы их дифференцировки теми или иными животными.

Метод выбора на образец – одна из разновидностей вышеописанного метода. Животному предлагается сделать выбор среди различных объектов, ориентируясь на определенный образец. Правильный выбор вознаграждается. Метод используется для изучения сенсорной сферы животных.

Метод проблемного ящика (проблемной клетки). В процессе эксперимента животное должно с помощью различных приспособлений (рычаги, запоры, педали, щеколды и т. п.) выйти из закрытой клетки или, напротив, проникнуть в нее.

Значение зоопсихологии. Данные, полученные в ходе зоопсихологических исследований, важны для решения коренных проблем психологии, в частности для выявления корней психологической деятельности человека, закономерностей происхождения и развития его сознания. В детской психологии зоопсихологические исследования помогают выявить биологические основы психики ребенка, ее генетические корни. Зоопсихология вносит свой вклад и в педагогическую психологию, ибо общение детей с животными имеет большое воспитательное и познавательное значение. В результате такого общения устанавливаются сложный психический контакт и взаимодействие между обоими партнерами, что может быть эффективно использовано для умственного и нравственного воспитания детей.

В медицинской практике исследование расстройств психической деятельности животных помогает изучать и лечить нервные и психические болезни людей. Применяются данные зоопсихологии и в сельском хозяйстве, звероводстве, охотничьем хозяйстве. Благодаря зоопсихологическим исследованиям становится возможным подготовить эти отрасли ко все возрастающему воздействию человека на естественную среду. Так, в звероводстве с помощью данных о поведении животных можно уменьшить стресс животных при содержании в клетках и загонах, увеличить продуктивность, компенсировать различные неблагоприятные условия.

Данные зоопсихологии необходимы и в антропологии, особенно при решении проблемы происхождения человека. Изучение поведения высших приматов, данные о высших психических функциях животных крайне важны для выяснения биологических предпосылок и основ антропогенеза, а также для изучения предыстории человечества и зарождения трудовой деятельности, общественной жизни и членораздельной речи.

Вопросы для самоконтроля

1) Этология с основами зоопсихологии, как наука.
2) Исходные понятия.
3) История развития
4) Предмет и методы изучения поведения животных.
5) Изучение основ этологического исследования
6) Генетические основы поведения животных

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Иванов, А.А. Этология с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 624 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5708 — Загл. с экрана.

2. Иванов, А.А. Практикум по этологии с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] / А.А. Иванов, А.А. Ксенофонтова, О.А. Войнова. — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 368 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5707 — Загл. с экрана.

Дополнительная

1. *Вагнер, В.А.* Сравнительная психология. М.; Воронеж: «МОДЭК», 1998.
2. *Выготский ,Л.С., Лурия, А.Р.* Этюды по истории поведения: Обезьяна. Примитив. Ребенок. – М.: Педагогика-Пресс, 1993.
3. *Гиппенрейтер, Ю.Б.* Введение в общую психологию: Курс лекций. М.:«ЧеРо», 1998.
4. *Зорина, З.А., Полетаева ,И.И.* Зоопсихология. Элементарное мышление животных. М.: «Аспект Пресс», 2001.
5. *Крушинский, Л.В.* Проблемы поведения животных. Избранные труды. М.: «Наука», 1993.
6. *Леонтьев, А.Н.* Эволюция психики // Избранные психологические труды. М.: МПСИ; Воронеж: НПО «МОДЭК», 1999.
7. *Лоренц, К.* Агрессия. М.: Прогресс, 1994.
8. *Новоселова, С.Л.* Развитие и интеллектуальные основы деятельности приматов. М.; Воронеж: «МОДЭК», 2001.
9. *Правоторов, Г.В.* Зоопсихология для гуманитариев. Учебное поссобие. 3-е изд., перераб. и доп. – М.: Издательско-торговая корпорация «Дашков и К», 2005.
10. *Тимберген, Н.* Социальное поведение животных. М.: Мир, 1993.

Лекция 2

ИНСТИНКТ

2.1. Понятие инстинкта. Современные представления об инстинкте

История изучения инстинктивного поведения насчитывает несколько веков, однако до сих пор не выработано четкого, однозначного и всеми принимаемого определения инстинкта.

Еще со времен работ Ч. Дарвина под инстинктивным поведением понимают ту часть поведения животных, которая видотипична и закреплена наследственно. Одной из первых попыток дать точное толкование понятия «инстинкт» было определение немецкого зоолога Г.Э. Циглера («Инстинкт», 1914). Он выделил пять пунктов, по которым «инстинктивное» поведение отличается от «рассудочного».

Инстинктивное поведение:

• наследственно закреплено;

• для его развития не требуется дополнительного обучения;

• одинаково у всех особей данного вида, т. е. видотипично;

• оптимально соответствует организации животного, его физиологии;

• оптимально приспособлено к естественным условиям жизни животных данного вида, зачастую связано даже с циклическими изменениями условий существования.

Данное определение инстинкта имеет свои недостатки, например в нем не учитывается возможная вариабельность инстинктивного поведения.

Знаменитый русский физиолог **И.П. Павлов** (1849–1936, «Условные рефлексы: исследование физиологической деятельности коры больших полушарий головного мозга», 1925), один из создателей рефлекторной теории, предложил считать понятия *рефлекса* и *инстинкта* тождественными. В этом случае инстинктивному поведению соответствует безусловный рефлекс. Это представление значительно сузило понятие инстинкта, однако было очень удобно для изучения приобретенных компонентов поведения, высшей нервной деятельности.

Голландский ученый **Н. Тинберген** (1907–1988) определил инстинкт как «иерархически организованный нервный механизм, который отвечает на определенные предлагаемые и разрешающие импульсы (внешние и внутренние) полностью координированными, жизненно важными и свойственными виду движениями».

Тинберген создал иерархическую теорию инстинкта, с которой мы ознакомимся позже.

Советский физиолог **А.Д. Слоним** дает такое определение: «Инстинкт – совокупность двигательных актов и сложных форм поведения, свойственных животному данного вида, возникающих на раздражения из внешней и внутренней среды организма и протекающих на фоне высокой возбудимости нервных центров, связанных с осуществлением этих актов. Эта высокая возбудимость является результатом определенных изменений в нервной и гормональной системах организма, результатом изменений в обмене веществ».

Слоним обратил внимание на то, что в процессе жизнедеятельности организма инстинкты могут появляться и исчезать. Например, инстинктивное поведение, связанное с сосательным рефлексом у детенышей млекопитающих, со временем исчезает, но зато появляются инстинкты, касающиеся размножения и

гнездостроительной деятельности. А.Д. Слоним указывает на постоянство как основное свойство инстинктивного поведения. По его мнению, незначительные индивидуальные различия не могут опровергать это свойство, а являются лишь колебаниями в его проявлении.

Пластичность инстинктивного поведения. Этот вопрос является в зоопсихологии одним из ключевых. Для понимания поведенческих реакций животного важно выяснить, является ли врожденное поведение постоянным или оно может быть подвержено модификациям. В настоящее время ученые пришли к выводу, что отдельные инстинктивные действия не передаются по наследству, генетически закреплены лишь рамки, в пределах которых происходит развитие инстинктивных реакций.

В разработку этой проблемы неоценимый вклад внес российский биолог и психолог **В.А. Вагнер** (1849–1934). В книге «Биологические основания сравнительной психологии» (1913–1919) он пришел к выводу, что инстинктивное поведение развивается под влиянием внешних воздействий среды, поэтому оно никак не может быть неизменно. Это пластичная и лабильная система, которая развивается под влиянием естественного отбора. Стабильными же являются только видотипичные рамки, которые определяют амплитуду изменчивости инстинкта.

Впоследствии другие ученые продолжили разработку вопросов вариабельности инстинктивного поведения. Так, Л.А. Орбели выявил зависимость степени пластичности поведения животных от зрелорождения.

А.Н. Промптов указал на то, что пластичным инстинктивное поведение делают приобретенные в течение жизни индивидуальные условно-рефлекторные компоненты. Как уже говорилось выше, Промптов ввел понятие «видовой стереотип поведения», т. е. особенности поведения, типичные для данного вида. Они образованы совокупностью врожденных видотипических инстинктивных реакций и приобретенных на их основе в онтогенезе условных рефлексов. Эти представления А.Н. Промптова были проиллюстрированы наблюдениями Е.В. Лукиной за гнездостроительной деятельностью.

Представления Промптова о соединении врожденных и приобретенных компонентов в поведении животных очень важны для правильного понимания проблемы инстинктивного поведения. Однако согласно этим представлениям сами инстинктивные действия не подвергаются вариациям, их изменчивость обеспечивается лишь приобретенными компонентами.

В настоящее время считается, что инстинктивное поведение подвержено изменениям в пределах наследственно закрепленной нормы реагирования. Эти рамки являются видотипичными, за их пределами инстинктивное поведение в нормальных условиях меняться не может. В то же время в экстремальных условиях, выходящих за рамки нормы реагирования, большую роль играет индивидуальный опыт животного. Он позволяет инстинктивному поведению достаточно сильно измениться. Кроме того, в дополнение к весьма консервативным врожденным механизмам существует вариабельный компонент поведения.

А.Н. Северцов в своих трудах дал анализ изменчивости инстинктивного и приобретаемого компонента поведения. Северцов показал, что у млекопитающих приспособление к изменениям во внешней среде осуществляется двумя способами: через изменение организации, т. е. строения и функций тела, и через изменение поведения. Изменения организации позволяют приспособиться только к медленным изменениям среды, потому что требуют большого промежутка времени. Изменения же

поведения не требуют перестройки структуры и функционирования тела животного, поэтому совершаются с достаточно большой скоростью. Такие изменения возникают из-за приобретенных, индивидуальных форм поведения и позволяют животному адаптироваться к резким изменениям среды. При этом наибольшего успеха достигнут животные, которые могут быстро выработать пластичные навыки, поведение которых гибко, а психические способности достаточно высоки. С этим Северцов связывает происходящее в эволюции прогрессивное развитие головного мозга позвоночных.

Таким образом, инстинктивное, врожденное, поведение животных определяется генетически закрепленной программой действий, которая реализуется в ходе приобретения индивидуального опыта. Инстинктивное поведение должно быть достаточно неизменно и стереотипно, потому что оно касается жизненно важных для животного функций. Если бы инстинкт зависел от условий, в которых происходит развитие каждого представителя вида, отдельные особи не смогли бы воспользоваться видовым опытом. Небольшая пластичность инстинктивного поведения рассчитана лишь на экстремальные изменения условий. Способность выжить во всех прочих изменяющихся условиях существования обеспечивается приобретенными компонентами поведения, процессами научения. Данные процессы позволяют адаптировать достаточно жестко закрепленную врожденную программу поведения к конкретным условиям среды. При всех этих изменениях сама наследственная программа должна оставаться неизменной, чтобы обеспечить выполнение жизненно важных функций.

2.2. Инстинкт как основа формирования поведения животных

Любой поведенческий акт представляет собой совокупность взаимосвязанных компонентов: *инстинкта* и *научения.* Они не могут определять поведение животного отдельно друг от друга. В каждый момент какой-то один компонент преобладает, но в чистом виде они не существуют. Разделение инстинкта и научения в поведенческих реакциях достаточно условно, поэтому зачастую трудноосуществимо, хотя каждый из этих компонентов имеет свои особенности.

Инстинктивное поведение может быть разделено на ряд *инстинктивных действий,* или *инстинктивных актов,* которые, в свою очередь, складываются из *инстинктивных движений* (отдельные позы, звуки и т. д.).

Инстинктивный компонент поведения определяет как само функционирование органов животного, так и ориентацию этого функционирования во времени и пространстве. Таким образом, наследственно закреплено не только то, как будут употребляться эти органы, но и когда и в каком направлении.

Научение как пластичный компонент поведения не может изменить функционирование органов, но может повлиять на ориентацию их функций. Например, животное, которое не имеет гибких пальцев, нельзя обучить держать стакан. У него нет для этого морфологических и функциональных предпосылок, оно может выполнять только те действия, для которых приспособлены его органы. Однако дрессировкой (т. е. искусственным научением) можно заставить животное использовать его конечности в определенное время определенным образом. Главное, чтобы сам способ использования конечностей был для этого животного естественным. Следовательно, научение может влиять на ориентацию функций животного во времени и пространстве, но сами функции определяются инстинктивными движениями.

Таким образом, процесс жизнедеятельности организма основывается на инстинктивных реакциях, а элементы научения достраиваются на их основе. Врожденные реакции обеспечивают все жизненно необходимые функции, процесс обмена веществ, а также такие важные стороны жизни животного, как размножение и уход за потомством. Развитие психического компонента поведения животных необходимо в процессе эволюции для того, чтобы приспособить инстинктивные реакции к условиям среды, обеспечить адаптацию животного к этим условиям. Наследственные поведенческие реакции не могут учесть всего многообразия условий, с которыми столкнется каждый представитель вида. Кроме того, инстинктивное поведение включает в себя основные механизмы регулировки функционирования и его ориентацию в пространстве и во времени, а процесс научения дополняет эту регулировку и ориентацию.

Вопросы для самоконтроля

1) Инстинкт. Понятие инстинкта.
2) Современные представления об инстинкте.
3) Инстинкт как основа формирования поведения животных

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Иванов, А.А. Этология с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 624 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5708 — Загл. с экрана.

2. Иванов, А.А. Практикум по этологии с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] / А.А. Иванов, А.А. Ксенофонтова, О.А. Войнова. — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 368 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5707 — Загл. с экрана.

Дополнительная

1. *Иванов, И.И.* Этология с основами зоопсихологии /Санкт-Петергбург – Москва-Краснодар, 2007.-623 с.
2. *Лысов, В.Ф., Максимов, В.И.* Основы физиологии и этологии животных. «Этология животных» М.:Колос. 2004.-255с.
3. *Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С.* Практикум по физиологии и этологии животных. (Глава общая этология) с-226-236. –М.: Колос-255 с.
4. *Гороховская, Е.А.* Этология: Рождение научной дисциплины. С.-Петербург. «Алетея». 2001
5. *Зорина, З.А., Полетаева, И.И., Резникова, Ж.И.* Основы этологии и генетики поведения. М.: МГУ, 2002

Лекция 3

ВНУТРЕННИЕ И ВНЕШНИЕ ФАКТОРЫ. СТРУКТУРА ИНСТИНКТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ

3.1. Внутренние факторы инстинктивного поведения.

На протяжении длительного времени считалось, что научение определяется внешними факторами, а инстинктивное поведение – исключительно внутренними факторами, причем природа этих факторов была неизвестна. Поиск, уточнение внутренних факторов инстинктивного поведения позволили бы ответить на вопрос, что же определяет мотивацию поведения.

Внутренняя среда организма постоянна, разнообразные процессы регуляции направлены на поддержание физико-химического состава среды. Она постоянно обновляется, однако все ее параметры поддерживаются на определенном уровне за счет саморегуляции, что обеспечивает протекание всех биохимических реакций. Особенность внутренних процессов животного организма состоит в том, что они часто протекают в форме ритмов.

Важнейшими источниками внутренних стимулов инстинктивного поведения являются гормоны и рецепторы. Известно, что половые гормоны и гормоны гипофиза стимулируют целый ряд форм поведения, связанных с размножением, – драки между самцами за самку и за территорию, охрана гнезда, брачные игры.

Для внутренней мотивации большое значение имеют прежде всего ритмические процессы, которые происходят в центральной нервной системе. Ритмическая активность ее стволовой части у позвоночных животных и брюшных нервных структур у беспозвоночных обеспечивает ориентацию поведения во времени. Известно существование у животных так называемых *«биологических часов»* – автономных колебательных процессов, которые осуществляют регуляцию всех ритмов жизнедеятельности организма. «Биологические часы» определяют колебания внешней активности поведения животных, все действия, которые повторяются с определенной цикличностью. Они как бы закладывают основу инстинктивного поведения животного, а факторы среды вносят в эти ритмы свои коррективы. Изменения могут быть связаны с действием разнообразных внешних стимулов (слуховых, зрительных и др.), а также могут зависеть от общего физиологического состояния животного в данный момент. Чаще всего в поведении животных отмечаются *циркадные,* или *суточные,* ритмы, период которых равен суткам.

Интересно отметить, что активность животного подвержена таким ритмическим суточным колебаниям даже в условиях полной изоляции от всех факторов естественной среды. Например, животное можно поместить в условия полного круглосуточного освещения и тем не менее наблюдать у него чередование периодов сна и бодрствования, близкое к естественным. Кроме того, в течение дня в поведении животных могут быть отмечены и краткосрочные ритмы. Примером могут послужить наблюдения немецкого этолога В. Шлейдта за индюками. Он отметил, что клохтанье индюка в течение дня повторяется с определенным ритмом, который сохраняется даже при полной изоляции птицы и лишении ее слуха.

Помимо ориентации поведения животного во времени, «биологические часы» ориентируют его в пространстве. Например, перелетные птицы при ориентации по положению солнца должны в каждый момент времени соотносить его положение со

временем дня. Это происходит, когда они соотносят информацию о положении солнца с внутренними циркадными ритмами.

Внутренние факторы создают в организме состояние, предшествующее проявлению той или иной инстинктивной реакции. Однако начало этой реакции может зависеть от внешних условий среды. Например, определенный уровень половых гормонов и гормонов гипофиза стимулирует различные поведенческие реакции животного, связанные с размножением, но продуцирование этих гормонов приурочено к определенному времени года. Если животное, которое обитает в умеренной зоне Северного полушария, с наступлением весны содержать в условиях короткого светового дня, активность желез проявляться не будет. Напротив, если зимой создать животному условия постепенно увеличивающегося дня, гормоны начнут выделяться, и половое поведение проявится в зимнее время года.

Внутренние факторы обеспечивают готовность организма выполнить то или иное инстинктивное движение, внешние стимулы могут быть не обязательны для проявления инстинктивной реакции.

3.2. Внешние факторы инстинктивного поведения.

Если задача внутренних факторов инстинктивного поведения состоит преимущественно в том, чтобы подготовить организм к выполнению определенного поведенческого акта, то внешние факторы чаще играют роль своеобразных активаторов этого инстинктивного действия.

Все инстинктивные действия заблокированы специальной системой, которая получила название *«врожденный пусковой механизм»*. Это определенная совокупность нейросенсорных систем, обеспечивающих приуроченность поведенческих инстинктивных актов к ситуации, в которой такое поведение будет наиболее биологически адекватным, т. е. к так называемой *«пусковой ситуации»*. Врожденный пусковой механизм реагирует на те или иные внешние раздражители или на их комбинации, для него характерна высокая избирательность. Каждый раздражитель, сигнал (или их комбинация) будут специфичны для определенной инстинктивной реакции. Врожденный пусковой механизм распознает их, проводит анализ, интегрирует информацию и снимает блокировку с данной реакции. При этом порог раздражимости соответствующих нервных центров снижается, и они активируются. Внутренняя мотивация «находит выход», и инстинктивная реакция осуществляется именно в тех условиях и в той ситуации, когда она биологически значима.

Инстинктивное действие проявляется в ответ на свой набор внешних раздражителей. Эти раздражители получили название *«ключевые»*, или *«знаковые»*. Внешний сигнал в данном случае соотносят с ключом, который идеально подходит к замку (врожденному пусковому механизму).

В качестве ключевых раздражителей могут выступать простые физические или химические признаки, их пространственные отношения (например, соотнесение размеров) или векторы.

Носителями ключевых раздражителей могут быть не только другие особи, но и растения, а также различные объекты неживой природы.

Знаковые стимулы чрезвычайно разнообразны и по своей природе: они могут быть зрительными, акустическими, химическими и др.

Животное способно распознать ключевой раздражитель даже при первом предъявлении.

Различают также *настраивающие* ключевые раздражители. Их действие отличается от знаковых раздражителей. Эти стимулы понижают порог раздражимости нервных центров и направляют ключевые раздражители.

Существование ключевых раздражителей и их роль в развитии инстинктивных реакций доказаны множеством наблюдений и опытов. Н. Тинберген изучал пищевую реакцию птенцов серебристых чаек и дроздов при появлении родительской особи *методом макетов.*

Тинберген обратил внимание и на другую особенность действия ключевых стимулов, которую он назвал *сумматором стимулирования.* Ученый писал: «...слабо привлекающая белая модель вызовет тот же процент реакций, что и черная, если ее показывать на меньшем расстоянии, чем черную. Эффективность белой маленькой модели также заметно усиливается, если заставить ее „танцевать“. Таким образом, недостаточную эффективность одного параметра можно скомпенсировать усиленной привлекательностью совершенно иного параметра... стимулы складываются в некоем „сумматоре стимулирования“, который и заставляет бархатницу реагировать соответствующим образом».

Реакция на ключевой стимул не всегда бывает адекватна ситуации и может не привести к желаемому результату. Так, Тинберген описывает явление, получившее название *«осечки».* Осечка в поведении животного происходит при столкновении со *«сверхстимулом».* Примером такого «сбоя» может служить выкармливание певчими птицами птенца кукушки. Ключевыми стимулами, заставляющими птицу-родителя кормить птенца, являются большой клюв и ярко окрашенный зев птенца. Оба эти признака у кукушонка имеют *«сверхнормальное»* выражение. Тинберген пишет: «Вполне возможно, что многие певчие птицы не только кормят птенца кукушонка, но и получают удовольствие из-за его огромного и привлекательного рта».

В заключение следует отметить, что инстинктивное поведение животных чаще всего обусловлено не отдельными факторами, а их комплексом. При этом необходимо сочетание внешних и внутренних факторов. Например, голуби кормят своих птенцов, отрыгивая «зобное молочко», богатое протеинами. Сам процесс образования в зобе «молочка» стимулируется выделением гормона пролактина (внутренний стимул). Однако реакция отрыгивания вызывается не наполнением зоба, а внешней стимуляцией со стороны птенца, который своей тяжестью давит на зоб родителя. В зимнее время даже при наполненном пищей зобе у голубя не происходит такой реакции, потому что нет внешней стимуляции.

Структура инстинктивного поведения. Еще в начале XX в. американский исследователь У. Крэг («Влечения и антипатии как составляющие инстинкта», 1918) показал, что любое инстинктивное действие состоит из отдельных фаз. Крэг выделил две фазы, которые получили названия: *поисковая* (подготовительная) фаза, или *аппетентное поведение,* и *завершающая* фаза (завершающий акт).

Крэг показал, что в естественных условиях животные ищут те ключевые стимулы или их комбинации (пусковые ситуации), которые необходимы для осуществления определенной инстинктивной реакции. Например, животные ищут пищу, особей другого пола в период размножения, места для гнездования и т. д. Крэг назвал эти поисковые формы поведения *аппетентными,* а состояние животного в этот момент – *аппетенцией.* Воспринимаемые на поисковой фазе поведения промежуточные раздражители не являются для животного целью, они необходимы лишь для того, чтобы привести к восприятию ключевых стимулов завершающего поведения. Завершающая фаза инстинктивного поведения представляет собой само потребление

животным необходимых ему элементов среды, именно эта фаза и является непосредственно инстинктивным поведением.

Завершающая фаза наследственно определена, видотипична, в ней заключается биологический смысл всего инстинктивного действия. Эта фаза поведения состоит из небольшого количества движений, всегда выполняемых в четкой последовательности. Она стереотипна, определяется строением тела животного. На этой фазе возможны лишь незначительные индивидуальные вариации поведения, которые определяются генетически. Приобретенные компоненты поведения практически не играют роли в завершающем акте, а чаще всего и вовсе отсутствуют. К. Лоренц назвал завершающие акты поведенческих реакций *эндогенными движениями,* они видотипичны, наследственны и не требуют специального обучения.

В отличие от завершающего акта поисковая фаза более изменчива и адаптивна по отношению к условиям, хотя также является типичной для вида. В ней переплетаются врожденные и приобретенные формы поведения, индивидуальный опыт животного. Для поискового поведения характерна ориентировочно-исследовательская деятельность животного. Именно за счет изменений аппетентного поведения инстинктивные реакции могут быть пластичными. Подготовительная фаза всегда делится на несколько этапов. Ее окончание наступает, когда животное достигнет ситуации, в которой может осуществиться следующее звено данной цепи реакций. Например, выбор самцом гнездовой территории иногда требует только возвращения на старую, прошлогоднюю территорию, а подчас может потребовать длительных поисков и даже борьбы с другими самцами. По представлению К. Лоренца, поисковую фазу поведенческого акта следует относить к целенаправленному поведению. На этой стадии совершаются различные действия, но все они подчинены определенной цели. Поисковая фаза очень важна и является для животного такой же первостепенной жизненной необходимостью, как и потребление на завершающей фазе. Именно аппетентное поведение является средством индивидуального приспособления животных к меняющейся окружающей среде. К этой фазе поведенческого акта относятся проявления элементарной рассудочной деятельности животных. Для достижения определенной конечной цели животное выбирает какой-либо путь, при этом оно оперирует понятиями и законами, которые связывают предметы и явления внешнего мира.

На каждом этапе поискового поведения есть свои подготовительные и завершающие фазы. Окончание одного этапа является сигналом к началу следующего и т. д. Последовательные этапы часто имеют несколько степеней соподчинения, поэтому складывается сложная структура поведения животного. Например, поисковое поведение может привести не к завершающей фазе поведенческого акта, а к сочетанию раздражителей, стимулирующему следующую фазу поискового поведения. Примером может послужить поисковое поведение птиц в период размножения. Вначале происходит выбор территории для гнезда. Когда она найдена, начинается следующая стадия поискового поведения – строительство гнезда, затем следующая – ухаживание за самкой и т. д.

Состояние *аппетенции* происходит в условиях очень высокой возбудимости нервных центров, координирующих определенные физиологические реакции. К. Лоренц ввел понятие «специфический потенциал (энергия) действия». Этот потенциал накапливается под действием ряда внешних (температура, освещенность) и внутренних факторов (гормоны) в нервных центрах. Превысив определенный уровень, накопленная энергия высвобождается, после чего начинается поисковая фаза поведенческого акта.

При усиленном накоплении «специфической энергии действия» завершающий акт может осуществиться спонтанно, т. е. в отсутствие соответствующих раздражителей, это так называемая *«реакция вхолостую»*.

Изменчивость структуры инстинктивного поведенческого акта. Структура инстинктивного поведения чрезвычайно сложна. Поисковая фаза не всегда является реакцией отыскивания каких-либо агентов окружающей среды, она может быть и отрицательной. В этом случае животное уклоняется от определенных раздражителей и избегает их. Кроме того, отдельные этапы поискового поведения могут вообще выпадать, тогда эта фаза сокращается. Иногда поисковая фаза не проявляется полностью, потому что завершающий акт наступает слишком быстро. Направление поискового поведения может сбиться, тогда возможен «чужой» завершающий акт. В некоторых случаях поисковая фаза принимает форму завершающей, при этом настоящая завершающая фаза также сохраняется. Тогда действия в обеих фазах выглядят одинаково, но имеют качественно различную мотивацию. В ряде случаев завершающая фаза совсем не достигается, тогда инстинктивный акт протекает не до конца. У животных с высокоразвитой психикой целью поведенческого акта может стать сам поиск раздражителей, т. е. промежуточные этапы поискового поведения *(сложное исследовательское поведение)*.

Инстинктивное поведение и общение. *Общение* – это физическое (биологическое) и психическое (обмен информацией) взаимодействие между особями. Общение непременно выражается в согласовании действий животных, поэтому оно тесно связано с групповым поведением. При общении у животных обязательно существуют специальные формы поведения, которые выполняют функции передачи информации между особями. При этом некоторые действия животного приобретают сигнальное значение. Общение в таком понимании отсутствует у низших беспозвоночных, а у высших беспозвоночных появляется лишь в зачаточной форме. Всех представителям позвоночных животных оно присуще в той или иной степени.

Основой общения является *коммуникация* (обмен информацией). Для этого у животных имеется система видотипичных сигналов, которые адекватно воспринимаются всеми членами сообщества. Эта способность к восприятию информации и к ее передаче должна быть генетически закреплена. Действия, с помощью которых выполняется передача и происходит усвоение информации, наследственно закреплены, являются инстинктивными.

Формы общения. По механизму действия все формы общения различаются каналами передачи информации. Выделяют оптические, акустические, химические, тактильные и другие формы.

Среди *оптических* форм общения важнейшее место занимают выразительные позы и телодвижения, составляющие «демонстрационное поведение». Такое поведение состоит из демонстрации животным определенных частей своего тела, которые, как правило, несут специфические сигналы. Это могут быть ярко окрашенные участки, дополнительные структуры типа гребней, украшающих перьев и т. д. При этом некоторые участки тела животного могут зрительно увеличиваться в объеме, например за счет взъерошивания перьев или волос. Сигнальную функцию могут выполнять и особые движения тела или отдельных его частей. Выполняя эти движения, животное может демонстрировать окрашенные участки тела. Иногда подобные демонстрации совершаются с преувеличенной интенсивностью.

В эволюции поведения появляются специальные двигательные акты, которые отделились от остальных форм поведения тем, что утратили первичную функцию и

приобрели чисто сигнальное значение. Примером может служить движение клешни у манящего краба, которое он выполняет при ухаживании за самкой. Такие движения получили название *«аллохтонные».* Аллохтонные движения видотипичны и стереотипны, их функция – передача информации. Другое их название – *ритуализованные движения.* Все ритуализованные движения условны. Они очень жестко и четко закреплены генетически, относятся к типичным инстинктивным движениям. Именно такая консервативность движений обеспечивает правильное восприятие сигналов всеми особями независимо от условий жизни.

Чаще всего и в наибольшем количестве ритуализованные движения наблюдаются в сфере размножения (прежде всего это брачные игры) и борьбы. Они передают одной особи информацию о внутреннем состоянии другой особи, о ее физических и психических качествах.

Инстинктивные движения и таксисы. *Таксисами* называют врожденные, наследственно определяемые реакции на определенные компоненты окружающей среды.

По своей природе таксисы сходны с инстинктивными движениями, но имеют и отличие. Инстинктивные движения всегда возникают в ответ на ключевые раздражители, таксисы же проявляются при действии направляющих ключевых раздражителей. Эта особая группа стимулов сама по себе не способна вызвать начало или конец какого-либо инстинктивного движения. Направляющие ключевые раздражители стимулируют только смену направления протекания этой реакции. Таким образом, таксисы производят общую ориентацию инстинктивных движений. Таксисы тесно связаны с врожденными двигательными координациями и в совокупности с ними составляют инстинктивные реакции или их цепи.

Кроме таксисов, существуют *кинезы.* При кинезах не происходит ориентации тела животного относительно раздражителя. В данном случае раздражители либо вызывают изменение скорости передвижения животного, либо меняется частота поворотов тела. При этом происходит смена положения животного относительно раздражителя, но ориентация его тела остается прежней.

При таксисах тело животного принимает определенное направление. Таксис может сочетаться с движениями, в этом случае животное будет двигаться по направлению к раздражителю или от него. Если двигательная активность направлена в сторону благоприятных для животного условий среды, таксис будет *положительным* (активность животного направлена к раздражителю). Если, напротив, условия не ценны для животного или опасны, таксис будет *отрицательным* (активность животного направлена от раздражителя).

В зависимости от природы внешних стимулов таксисы делятся на фототаксисы (свет), хемотаксисы (химические раздражители), термотаксисы (температурные градиенты), геотаксисы (сила тяжести), реотаксисы (течение жидкости), анемотаксисы (поток воздуха), гидротаксисы (влажность среды) и др.

Различают несколько типов таксисов (по Г. С. Френкелю и Д.Л. Ганну; Fraenkel G.S., Gunn D.L. «The Orientation of Animals», 1940).

1. *Клинотаксис.* При клинотаксисе для ориентации тела относительно стимула необязательна способность рецептора к определению направления источника раздражения. Животное сравнивает интенсивность раздражения с разных сторон простым поворотом органов, несущих рецепторы.

2. *Тропотаксис.* Животное сравнивает два одновременно действующих раздражителя. Изменение направления движения при этом происходит при разной интенсивности раздражений.

3. *Телотаксис.* Животное выбирает из двух источников раздражения один и движется к нему. Промежуточное направление не выбирается никогда. Таким образом, влияние одного из раздражителей подавляется.

4. *Менотаксис* («реакция светового компаса»). Животное ориентируется под определенным углом к направлению на источник раздражения.

5. А. Кюн («Die Orientierung der Tiere im Raum», 1919) выделяет, помимо того, *мнемотаксисы.* Животное при этом ориентируется на конфигурацию раздражителей, их взаимное расположение.

Вопросы для самоконтроля

1) Инстинктивные движения и таксисы
2) Формы общения Инстинктивное поведение и общение
3) Изменчивость структуры инстинктивного поведенческого акта
4) Иерархическая теория инстинкта И. Тинбергена
5) Структура инстинктивного поведения.
6) Внутренние факторы инстинктивного поведения

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Иванов, А.А. Этология с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 624 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5708 — Загл. с экрана.

2. Иванов, А.А. Практикум по этологии с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] / А.А. Иванов, А.А. Ксенофонтова, О.А. Войнова. — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 368 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5707 — Загл. с экрана.

Дополнительная

6. *Иванов, И.И.* Этология с основами зоопсихологии /Санкт-Петергбург – Москва-Краснодар, 2007.-623 с.

7. *Лысов, В.Ф., Максимов, В.И.* Основы физиологии и этологии животных. «Этология животных» М.:Колос. 2004.-255с.

8. *Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С.* Практикум по физиологии и этологии животных. (Глава общая этология) с-226-236. –М.: Колос-255 с.

9. *Гороховская, Е.А.* Этология: Рождение научной дисциплины. С.-Петербург. «Алетея». 2001

10. *Зорина, З.А., Полетаева, И.И., Резникова, Ж.И.* Основы этологии и генетики поведения. М.: МГУ, 2002

Лекция 4

ПОВЕДЕНИЕ

4.1. Основные формы поведения животных

При изучении безусловных рефлексов и инстинктов возникла необходимость в создании классификации основных форм поведения животных. Впервые попытки такой классификации были сделаны еще в додарвиновский период, но наибольшего развития они достигли в начале XX в. Так, И.П. Павлов разделял врожденные элементы поведения на ориентировочные, оборонительные, пищевые, половые, родительские и детские. При появлении новых данных об условно-рефлекторной деятельности животных появилась возможность создать более дробные классификации. Например, ориентировочные рефлексы стали подразделять на собственно ориентировочные и исследовательские, ориентировочный рефлекс, направленный на поиск пищи, назвали ориентировочно-пищевым и т. д.

1. *Классификация по непосредственным причинам.* По этой классификации виды активности, определяющиеся одними и теми же причинными факторами, объединяются в одну группу. Например, объединяются все виды активности, интенсивность которых зависит от действия мужского полового гормона (половое поведение самца), виды активности, связанные с раздражителями «самец-соперник» *(агонистическое* поведение) и т. п. Такой тип классификации необходим для исследования поведения животного, его удобно применять на практике.

2. *Функциональная классификация* основана на эволюционной классификации видов активности. Здесь категории более мелкие, например выделяются такие типы поведения, как ухаживание, миграция, охота, угроза. Подобная классификация оправдана, пока категории используются для исследования функций, но она довольно спорна, поскольку идентичные элементы поведения у разных видов могут иметь различные функции.

3. *Классификация по происхождению.* В этой группе выделяются классификация по общим предковым формам, основанная на сравнительном изучении близкородственных видов, и классификация по способу приобретения, в основе которой лежит характер изменения поведенческого акта в процессе эволюции. Как примеры категорий в этих классификациях можно выделить поведение, приобретенное в результате научения и ритуализованное поведение.

Хайнд подчеркивал, что любые системы классификации, основанные на разных типах критериев, должны рассматриваться как независимые.

В течение долгого времени среди ученых-этологов популярна классификация, в основу которой положена классификация рефлексов Павлова. Ее формулировку дал Г. Темброк (1964), который разделил все формы поведения на следующие группы:

1) поведение, определяемое обменом веществ (пищедобывание и прием пищи, мочевыделение и дефекация, запасание пищи, покой и сон, потягивание);

2) комфортное поведение;

3) оборонительное поведение;

4) поведение, связанное с размножением (территориальное поведение, копуляция и спаривание, забота о потомстве);

5) социальное (групповое) поведение;

6) постройка гнезд, нор и убежищ.

Остановимся подробнее на некоторых формах поведения.

4.2. Поведение, определяемое обменом веществ. Пищевое поведение.

Пищевое поведение присуще всем представителям животного мира. Формы его весьма разнообразны и видоспецифичны. В основе пищевого поведения лежит взаимодействие центральных механизмов возбуждения и торможения. Составные элементы этих процессов отвечают как за реакцию на различные пищевые раздражители, так и на характер движений при еде. Определенную роль в формировании пищевого поведения играет индивидуальный опыт животного, в частности опыт, определяющий ритмы поведения.

Начальная фаза пищевого поведения – это поисковое поведение, вызванное возбуждением. Поисковое поведение определяется лишением животного пищи и является результатом возрастания реактивности к внешним раздражителям. Конечная цель поискового поведения – нахождение пищи. В эту фазу животное особенно чувствительно к раздражителям, которые косвенным образом указывают на присутствие пищи. Виды раздражителей зависят от доступности и вкусовых качеств различных видов пищи. Признаки, служащие раздражителями, бывают общими для разных видов пищи или характеризуют конкретный ее вид, что чаще всего наблюдается у беспозвоночных.

Когда животное начинает насыщаться, обратные связи, вызванные раздражением рецепторов рта, глотки и желудка, сдвигают равновесие в сторону торможения. Этому способствует также изменение состава крови. Обычно процессы торможения опережают компенсаторные способности тканей и протекают с различной скоростью. У некоторых животных процессы торможения воздействуют только на завершающий акт пищевого поведения и не касаются поведения поискового. Поэтому многие сытые млекопитающие продолжают охотиться, что свойственно, например, куньим, некоторым крупным кошкам.

К пищевому можно отнести такое широко распространенное поведение, как запасание корма. Для обеспечения кормом личинок насекомых оно сводится к деятельности по откладке яиц на живые объекты (оводы), проявлению паразитизма, деятельности жуков-могильщиков. Запасание корма широко распространено и среди млекопитающих.

4.3. Комфортное поведение.

Это многообразные поведенческие акты, направленные на уход за телом животного, а также различные движения, не имеющие определенного пространственного направления и места локализации. Комфортное поведение, а именно та его часть, которая связана с уходом животного за своим телом, может быть рассмотрена как один из вариантов манипулирования (подробнее об этом см. 5.1, 6.3), причем в данном случае в качестве объекта манипуляций выступает тело животного.

Комфортное поведение широко распространено среди разных представителей животного мира, от самых низкоразвитых (насекомые, которые чистят с помощью конечностей крылья) до достаточно высокоорганизованных, у которых оно приобретает иногда групповой характер (груминг, или взаимное обыскивание у человекообразных обезьян). Иногда для совершения комфортных действий у

животного имеются специальные органы, например туалетный коготь у некоторых животных служит для специального ухода за шерстью.

В комфортном поведении можно выделить несколько форм: очищение шерсти и кожи тела, почесывание определенного участка тела об субстрат, почесывание тела конечностями, катание по субстрату, купание в воде, песке, потряхивание шерстью и др.

Комфортное поведение видотипично, последовательность действий по очищению тела, зависимость определенного способа от ситуации врожденны и проявляются у всех особей.

4.4. Половое поведение

Описывает все многообразные поведенческие акты, связанные с процессом размножения. Эта форма относится к наиболее важным формам поведения, так как связана с продолжением рода.

По данным большинства ученых, в половом поведении, особенно у низших животных, большую роль играют *ключевые раздражители (релизеры).* Существует великое множество релизеров, которые в зависимости от ситуации могут вызвать или сближение половых партнеров, или драку. Действие релизера напрямую зависит от равновесия совокупности составляющих его раздражителей.

При изучении релизеров Тинберген использовал метод сравнения, пытаясь выяснить истоки брачных ритуалов. Например, у уток ритуал ухаживания происходит от движений, которые служат для ухода за оперением. Большая часть релизеров, выставляемых напоказ во время брачных игр, напоминает незавершенные движения, которые в обычной жизни используются для совершенно иных целей. У многих птиц в брачных танцах можно распознать позы угрозы, например в поведении чаек во время брачных игр прослеживается конфликт между стремлением напасть на партнера и скрыться от него. Чаще всего поведение представляет собой ряд отдельных элементов, которые соответствуют противоположным тенденциям. Иногда в поведении можно заметить проявление разнородных элементов одновременно. В любом случае в процессе эволюции любые движения претерпели сильные изменения, ритуализировались и превратились в релизеры. Чаще всего изменения шли в направлении усиления эффекта, что может заключаться в их многократном повторении, а также увеличении скорости их исполнения. По мнению Тинбергена, эволюция была направлена на то, чтобы сигнал стал более заметным и распознаваемым. Границы целесообразности достигаются тогда, когда гипертрофированный сигнал начинает привлекать внимание хищников.

У большинства животных в половом поведении выделяются отдельные *поведенческие блоки,* которые выполняются в строго определенной последовательности. Первым из этих блоков чаще всего бывает *ритуал умиротворения.* Этот ритуал эволюционно направлен на устранение препятствий к сближению брачных партнеров.

Следующей фазой в половом поведении является *обнаружение брачного партнера.*

Следующей стадией полового поведения является *узнавание брачного партнера.* Оно наиболее развито у высших позвоночных, в частности птиц и млекопитающих. Раздражители, на которых основано распознавание, слабее раздражителей-релизеров, и, как правило, они индивидуальны

Практически у всех животных сближение с половым партнером стимулирует многочисленные нейрогуморальные механизмы. Большинство этологов считает, что смысл сложных брачных ритуалов у птиц заключается в общей стимуляции механизма спаривания. Практически у всех земноводных, у которых брачные ритуалы довольно бедны, важная роль в стимуляции нейрогуморальных механизмов принадлежит тактильным раздражителям. У млекопитающих овуляция может наступать как после спаривания, так и до него. Например, у крыс копуляция не влияет на механизмы, связанные с созреванием яйцеклеток, а у крольчих овуляция наступает только после спаривания. У некоторых млекопитающих, например у свиней, для полового созревания самки достаточно одного присутствия самца.

4.5. Оборонительное поведение

У животных впервые описано еще Ч. Дарвином. Обычно оно характеризуется определенным положением ушей, шерсти у млекопитающих, кожных складок у пресмыкающихся, перьев на голове у птиц, т. е. характерной мимикой животных. Оборонительное поведение – это реакция на изменение во внешней среде. Оборонительные рефлексы могут возникать в ответ на любые факторы внешней или внутренней среды: звуковые, вкусовые, болевые, термические и другие раздражители. Оборонительная реакция может носить как местный характер, так и принимать характер общей поведенческой реакции животного. Поведенческая реакция может выражаться и в активной обороне или нападении, и в пассивном замирании на месте. Двигательные и оборонительные реакции у животных разнообразны и зависят от образа жизни индивида. Одиночно живущие животные, например заяц, убегая от врага, старательно запутывают след. Животные, обитающие в группах, например скворцы, при виде хищника перестраивают свою стаю, стараясь занять наименьшую площадь и избежать нападения. Проявление оборонительной реакции зависит как от силы и характера действующего раздражителя, так и от особенностей нервной системы. Любой раздражитель, достигающий известной силы, может вызвать оборонительную реакцию. В природе чаще всего оборонительное поведение связано *с условными (сигнальными) раздражителями,* которые сформировались у разных видов в процессе эволюции.

Другую форму оборонительного поведения представляют физиологические изменения при *пассивно-оборонительной реакции.* В этом случае доминирует торможение, движения животного резко замедляются, и чаще всего он затаивается. У некоторых животных при пассивно-оборонительном рефлексе задействуется специальная мускулатура.

К особой форме оборонительного поведения относятся *реакции избегания,* за счет которых животные сводят к минимуму попадание в опасные ситуации. У некоторых животных сигнальные стимулы, вызывающие страх, порождают такую реакцию без предварительного опыта. Например, для мелких птиц сигнальным стимулом служит силуэт ястреба, а для некоторых млекопитающих – характерная окраска и запах ядовитых растений. Избегание также относится к высокоспецифичным рефлексам.

4.6. Территориальное поведение

Впервые появляется у кольчатых червей и низших моллюсков, у которых все процессы жизнедеятельности приурочены к участку, где располагается убежище.

Однако такое поведение еще не может считаться полноценным территориальным, потому что животное никак не маркирует территорию, не дает знать другим особям о своем присутствии на ней, не защищает ее от вторжения. Для того чтобы можно было говорить о полноценно развитом территориальном поведении, необходимо развитие у животного перцептивной психики, оно должно иметь возможность дать остальным особям информацию о своих правах на эту территорию. В этом процессе чрезвычайную важность приобретает маркировка территории. Территория может маркироваться нанесением пахучих меток на предметы по периферии участка, звуковыми и оптическими сигналами, а в качестве оптических сигналов могут выступать вытоптанные участки травы, обгрызенная кора деревьев, экскременты на ветках кустарников и другие. Животные с настоящим территориальным поведением, как правило, активно защищают свой участок от остальных особей. Особенно эта реакция проявляется у животных по отношению к особям своего вида и того же пола. Как правило, такое поведение приурочено или проявляется в особо яркой форме в период размножения.

Многие высшие позвоночные, в частности млекопитающие, птицы и рыбы, держатся в центре хорошо известного им участка, границы которого они ревностно охраняют и тщательно маркируют. У высших млекопитающих хозяин участка, даже находящийся на более низкой ступени иерархической лестницы, с легкостью прогоняет сородича, нарушившего границу. Хозяину территории для этого достаточно принять угрожающую позу, и соперник отступает. Истинная территориальность встречается у грызунов, хищников и некоторых обезьян. У видов, для которых характерна беспорядочность половых отношений, нельзя выделить индивидуальную территорию.

Территориальность выражена и у многих рыб. Обычно территориальное поведение у них тесно связано с процессом размножения, что характерно для многих цихлид, а также колюшек. Стремление к выбору территории у рыб врожденное, кроме того, оно обусловлено системой ориентиров, которой пользуется рыба. Защита территории у рыб наиболее выражена в половой период.

У птиц территориальное поведение достигло высокого развития.

4.7.Родительское поведение.

Всех животных можно разделить на две группы. К первой группе относятся животные, самки которых уже при первых родах демонстрируют родительское поведение. Ко второй группе относятся животные, самки которых совершенствуют свое родительское поведение в течение жизни. Такая классификация была впервые разработана на млекопитающих, хотя различные формы родительского поведения наблюдаются и у других групп животных.

Родительское поведение относится к одному из самых сложных типов поведения. Как правило, оно состоит из ряда взаимосвязанных фаз. У низших позвоночных основным в родительском поведении служит распознавание детенышами родителей, а родителями – детенышей. Здесь важную роль играет запечатление на ранних стадиях заботы о потомстве. Мальки рыб инстинктивно сбиваются в стайки и следуют за взрослыми особями. Взрослые же особи стараются плавать медленно и держать детенышей в пределах видимости. В случае опасности взрослые защищают молодь.

Намного сложнее развито родительское поведение птиц. Как правило, начинается оно с *откладки яиц,* так как *фаза постройки гнезда* относится больше к

половому поведению и зачастую совпадает с ритуалом ухаживания. Стимулирующим влиянием на откладку яиц служит присутствие гнезда, а у некоторых птиц – и его постройка. У некоторых птиц гнездо с полной кладкой на некоторое время может приостановить дальнейшую откладку яиц, и наоборот, неполная кладка стимулирует этот процесс. В последнем случае птицы могут откладывать в несколько раз больше яиц, чем в нормальных условиях.

Следующая фаза родительского поведения птиц – *распознавание яиц.* У ряда птиц избирательность отсутствует, они могут насиживать яйца с любой окраской и даже муляжи, имеющие лишь отдаленное сходство с яйцами. Но многие птицы, в частности воробьинообразные, хорошо отличают свои яйца от яиц сородичей. Например, некоторые славки отвергают яйца сородичей, похожие по окраске, но слегка отличающиеся формой.

Следующей фазой родительского поведения птиц является *насиживание.* Оно отличается исключительным разнообразием форм поведения. Насиживать яйца может как самец, так и самка или оба родителя одновременно. Насиживание может проходить с первого, второго яйца или после завершения кладки. Насиживающая птица может сидеть на гнезде плотно или бросать гнездо при первых признаках опасности. Наивысшего мастерства достигло насиживание у сорных кур, когда самец следит за терморегуляцией в своеобразном инкубаторе из гниющей растительности, причем его постройка может занимать несколько месяцев. У видов, у которых насиживает самец, его стремлениек этому действию синхронно со сроками откладки яиц. У самок же оно определяется физиологическими процессами.

Следующая фаза родительского поведения наступает после *вылупления птенцов.* Родители начинают выкармливать их полупереваренной пищей. Реакция птенцов врожденная: они тянутся к кончику клюва родителя за кормом. Релизером в этом случае чаще всего выступает окраска клюва взрослой птицы, у некоторых птиц в это время она изменяется. Взрослые птицы чаще всего реагируют на голос птенца, а также на окраску глотки у птенца, выпрашивающего корм. Как правило, именно присутствие птенцов заставляет родителей заботиться о них. В экспериментальных условиях у кур можно поддерживать родительское поведение в течение многих месяцев, постоянно подкладывая ей цыплят.

Сложным родительским поведением отличаются и млекопитающие. Начальной фазой родительского поведения у них является *сооружение гнезда,* которое во многом видотипично. Стимулом к постройке гнезда у самок служит определенная фаза беременности.

Непосредственно перед родами у самок млекопитающих изменяется *порядок вылизывания отдельных частей тела.* Например, в последнюю неделю беременности они чаще вылизывают промежность и все реже – бока и передние лапы. Рожают самки млекопитающих в самых разнообразных положениях. Поведение их в период *родов* может достаточно сильно меняться.

Большой сложностью отличается поведение млекопитающих при *вскармливании детенышей.* Самка собирает детенышей, подставляет им соски, к которым они присасываются. Период вскармливания уразных видов различен: от двух недель у грызунов до одного года у некоторых морских млекопитающих. Еще до окончания лактации детеныши предпринимают краткие вылазки из гнезда и начинают пробовать дополнительные корма. По окончании лактации детеныши переходят на самостоятельное питание, но продолжают преследовать мать, пытаются сосать ее,

однако самка все реже позволяет им делать это. Она прижимается брюхом к земле или пытается резко отбежать в сторону.

Еще одним характерным проявлением родительского поведения является *перетаскивание детенышей.* Если условия становятся неподходящими, животные могут построить новое гнездо и перетащить туда свое потомство. Инстинкт перетаскивания особенно силен в первые несколько дней после родов, когда самка стаскивает в гнездо не только своих, но и чужих детенышей, а также посторонние предметы. Однако этот инстинкт быстро угасает, и уже через несколько дней самки хорошо отличают своих детенышей от чужих. Способы переноса детенышей у разных видов различны. Само перетаскивание может вызываться различными раздражителями. Чаще всего эта реакция вызывается криками детенышей, а также их характерным запахом и температурой тела.

4.8. Социальное (групповое) поведение.

Этот вид поведения представлен у низших беспозвоночных лишь в зачаточной форме, так как они не имеют специальных сигнальных действий для осуществления контактов между особями. Групповое поведение в данном случае ограничивается колониальным образом жизни некоторых животных, например коралловых полипов. У высших же беспозвоночных, напротив, групповое поведение проявляется уже в полной мере. Прежде всего это относится к насекомым, у которых образ жизни связан со сложными, сильно дифференцированными по структуре и функциям сообществами, – пчелам, муравьям и другим общественным животным. Все особи, входящие в состав сообщества, различаются по выполняемым функциям, пищедобывательные, половые и оборонительные формы поведения распределяются между ними. Наблюдается специализация отдельных животных по функциям.

При групповом образе жизни большое значение придается *согласованию поведения отдельных особей при угрозе сообществу.* Муравьи, а также пчелы и осы ориентируются при этом на химические сигналы. Например, в случае опасности выделяются *«вещества тревоги»,* которые распространяются по воздуху на небольшое расстояние. Такой небольшой радиус помогает точно определить место, откуда исходит угроза. Количество особей, выделяющих сигнал, а значит, и его сила увеличиваются пропорционально возрастанию опасности.

Общественное поведение у высших позвоночных отличается большим разнообразием. Существует множество классификаций различных типов объединения животных, а также особенностей поведения животных внутри разных групп. У птиц и млекопитающих встречаются различные переходные формы организации от *одиночной семейной группы* до *истинного сообщества.* Внутри этих групп взаимоотношения построены в основном на разнообразных формах полового, родительского и территориального поведения, но некоторые формы характерны только для животных, живущих в сообществах. Одной из них является обмен кормом – *трофаллаксис.* Наиболее развит он у общественных насекомых, но встречается и у млекопитающих, например у диких собак, которые обмениваются кормом, отрыгивая его.

К общественному поведению также относится *групповая забота о потомстве.* Она наблюдается у пингвинов: молодые детеныши собираются в отдельные группы, за которыми присматривают взрослые, пока родители добывают себе пищу. У копытных млекопитающих, например у лосей, самец владеет гаремом из нескольких самок, которые могут совместно ухаживать за потомством.

К социальному поведению относят и *совместное выполнение работы,* которое управляется системой сенсорной регуляции и координации. Такая совместная деятельность заключается в основном в строительстве, невозможном для отдельной особи, например постройка муравейника или строительство бобрами плотин на мелких лесных реках. У муравьев, а также колониальных птиц (грачи, береговые ласточки) наблюдается совместная защита колоний от нападения хищников.

Считается, что для общественныхживотных одно только присутствие и активность сородича служат стимулом для начала социальной деятельности. Такая стимуляция вызывает у них совокупность реакций, которые невозможны у одиночных животных.

Вопросы для самоконтроля

1) Исследовательское поведение
2) Социальное (групповое) поведение
3) Родительское поведение
4) Территориальное поведение
5) Агрессивное поведение
6) Оборонительное поведение
7) Половое поведение
8) Комфортное поведение
9) Поведение, определяемое обменом веществ.
10) Пищевое поведение
11) Основные формы поведения животных

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Иванов, А.А. Этология с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 624 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5708 — Загл. с экрана.

2. Иванов, А.А. Практикум по этологии с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] / А.А. Иванов, А.А. Ксенофонтова, О.А. Войнова. — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 368 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5707 — Загл. с экрана.

Дополнительная

1. *Иванов, И.И.* Этология с основами зоопсихологии /Санкт-Петергбург – Москва-Краснодар, 2007.-623 с.
2. *Лысов, В.Ф., Максимов, В.И.* Основы физиологии и этологии животных. «Этология животных» М.:Колос. 2004.-255с.
3. *Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С.* Практикум по физиологии и этологии животных. (Глава общая этология) с-226-236. –М.: Колос-255 с.
4. *Гороховская, Е.А.* Этология: Рождение научной дисциплины. С.-Петербург. «Алетея». 2001
5. *Зорина, З.А., Полетаева, И.И., Резникова, Ж.И.* Основы этологии и генетики поведения. М.: МГУ, 2002

6. *Новоселова, С.Л.* Развитие и интеллектуальные основы деятельности приматов. М.; Воронеж: «МОДЭК», 2001.
7. *Правоторов, Г.В.* Зоопсихология для гуманитариев. Учебное поссобие. 3-е изд., перераб. и доп. – М.: Издательско-торговая корпорация «Дашков и К», 2005.
8. *Тимберген, Н.* Социальное поведение животных. М.: Мир, 1993.

Лекция 5

НАУЧЕНИЕ

5.1. Процесс научения

Психическая деятельность любого животного, многообразие форм его поведения неразрывно связаны с таким процессом, как *научение.*

Все компоненты поведения формируются под влиянием двух аспектов, каждый из которых бесспорно важен. Во-первых, большое значение имеет видовой опыт, который закрепляется в процессе эволюции вида, и передается конкретной особи в генетически фиксированной форме. Такие компоненты поведения будут инстинктивными и врожденными. Однако существует и второй аспект – накопление индивидуального опыта особи в процессе ее жизни. При этом приобретение особью опыта происходит в довольно жестких видотипичных рамках.

Инстинктивное поведение может подвергаться изменениям в *эффекторной сфере* (двигательные реакции), *сенсорной сфере* (восприятие сигналов) или в обеих сферах поведения одновременно (последний вариант встречается чаще всего).

Если научение захватывает рабочий орган, чаще всего происходит перекомбинация врожденных двигательных элементов поведения, однако могут возникать и новые двигательные элементы. Как правило, такие двигательные элементы формируются на ранних этапах онтогенеза, например подражательное пение молодых птиц. У млекопитающих подобные приобретенные реакции играют одну из основных ролей в процессе познавательной и исследовательской деятельности, в развитии интеллекта.

В случае, если научение происходит в сенсорной сфере, животное овладевает новыми сигналами. Приобретение особью таких новых значимых сигналов позволяет расширить ее способности к ориентации в окружающей среде. Первоначально эти сигналы практически безразличны для животного, в отличие от биологически значимых ключевых раздражителей, однако со временем, в процессе накопления особью индивидуального опыта, изначально почти безразличные сигналы приобретают сигнальное значение.

В процессе научения особь избирательно выделяет из окружающей среды отдельные компоненты, которые из *биологически нейтральных* становятся *биологически значимыми.* Основой для этого служат различные процессы в высших отделах центральной нервной системы, которые определяются действием как внутренних, так и внешних факторов. Происходит *афферентный синтез* (синтез воспринятых раздражений), затем раздражения сравниваются с информацией, которая была воспринята ранее и сохранена в памяти. В итоге у особи появляется готовность к выполнению определенных ответных действий на раздражители. После их совершения в центральную нервную систему по принципу обратной связи поступает информация о результатах произведенных действий. Эти сведения анализируются, на основе чего происходит новый афферентный синтез. Таким образом, в центральной нервной системе не только заложены врожденные, инстинктивные программы поведения, но и постоянно формируются новые, индивидуальные программы, на которых и основан процесс научения.

Из сказанного следует, что процесс научения очень сложен, в его основе лежит формирование программ предстоящих действий. Такое формирование является

результатом комплекса процессов: сопоставления внешних и внутренних раздражителей, видового и индивидуального опыта, регистрации параметров совершенного действия и проверки результатов этих действий.

Значение процесса научения. Процессы научения наиболее важны для животного на ранних этапах поискового поведения. Наследственно закрепленные поведенческие программы не могут учитывать всего многообразия ситуаций, в которых окажется особь, поэтому она может рассчитывать только на собственный опыт. При этом чрезвычайно важна своевременная ориентация животного в условиях изменчивых факторов среды. Оно должна быстро и правильно выбрать эффективный способ действия уже на начальном этапе поведенческого акта. От этого будут зависеть быстрота и легкость достижения завершающей фазы акта. Таким образом, в инстинктивное поведение особи неизбежно должны встраиваться приобретенные элементы.

Такое встраивание наследственно закреплено, поэтому можно говорить о видотипичности пределов научения. Процесс научения имеет определенные, генетически закрепленные, рамки, за пределами которых особь не может ничему научиться. У высших позвоночных эти рамки могут быть значительно шире, чем необходимо в конкретных условиях их жизни. Благодаря этому высшие животные имеют возможность изменять свои поведенческие реакции в экстремальных условиях, их поведение становится более гибким. В отличие от них, у низших животных способности к научению чрезвычайно малы, в основном их поведение определяется наследственно закрепленными реакциями. Таким образом, широта диапазона научения может быть показателем психического развития животного. Чем шире рамки, в пределах которых особь может осуществлять поведенческие реакции, тем более она способна к накоплению индивидуального опыта, тем лучше скорректировано ее инстинктивное поведение и тем более лабильной будет поисковая фаза ее поведения.

Врожденное поведение и способности к научению эволюционно связаны между собой. В процессе эволюции инстинктивное поведение постоянно усложняется, что требует широких рамок способности к научению. Расширение этих рамок позволяет сделать врожденное поведение более гибким, а значит, поднимает инстинктивное поведение на более высокую ступень развития. Процесс эволюции охватывает не только само содержание инстинктивного поведения, но и возможности его обогащения индивидуальным опытом. На низших этапах эволюции возможность научения ограничена и проявляется лишь в таких явлениях, как привыкание и тренировка.

В процессе *привыкания* постепенно исчезает ответная реакция на многократно повторяющееся раздражение, не имеющее биологической значимости. Этому процессу противоположен процесс *тренировки,* в ходе которого происходит совершенствование инстинктивного действия, обусловленное накоплением индивидуального опыта.

Примитивные, простейшие формы поведения не исчезают в процессе эволюции, они сменяются более сложными формами. Часто на элементарные формы поведения наслаиваются другие формы, в результате чего первые приобретают сложность и лабильность. Так, процесс привыкания, который проявляется уже у простейших, можно наблюдать в усложненном виде у высших позвоночных. Например, опыты Р. Хайнда на мышах показали, что реакции этих животных на многократные неподкрепленные акустические сигналы ослабевают с разной быстротой. Однако различия в привыкании определяются не только разной интенсивностью стимулов (как у низших животных), но и индивидуальной изменчивостью самого процесса привыкания у высших животных.

Навыки. В процессе эволюционного развития в поведении животных появляется качественно новый компонент научения – *навык.*

Способность к выработке навыков проявляется на определенном уровне эволюционного развития животного. Решающим для формирования навыка будет успешность выполняемых двигательных действий, а также подкрепление этих движений положительным результатом. Научение может происходить на основе информации, которую особь самостоятельно получила при активном поиске раздражителя или в процессе общения с другими особями. К последнему варианту относятся процесс подражания и разнообразные процессы обучения.

Важно отметить, что навык формируется в результате *упражнения.* Для того чтобы он сохранился, необходима постоянная тренировка, это позволит усовершенствовать навык. При отсутствии систематической тренировки навыки постепенно разрушаются.

Для изучения навыков существует множество специальных методов: метод лабиринта, метод проблемного ящика (проблемной клетки), метод обходного пути Отличительной их чертой является то, что животное для решения определенной задачи должно выбрать определенный сигнал или способ действия. При использовании метода лабиринта основой формирования навыка для животного будет запоминание объекта и пути к нему. При многократном повторении опыта в одних и тех же условиях животное будет пробегать расстояние до пищевого объекта постоянным, кратким путем. В этой ситуации навык нахождения пищи в лабиринте становится стереотипным и доходит до автоматизма. В целом стереотипность вообще свойственна наиболее примитивным навыкам. Большая пластичность характерна для таких навыков только на начальных этапах образования. Напротив, навыки высших порядков отличаются довольно значительной пластичностью на всех стадиях формирования.

Дрессировка – одна из форм выработки навыков у животного. В отличие от инструментальной выработки навыков, когда животное имеет максимальную возможность проявить самостоятельность, при дрессировке осуществляется строгий контроль над формированием навыков. Перед животным уже не ставится задача самостоятельного поиска способа действия для достижения результата – напротив, в ходе постоянной тренировки устраняются нежелательные действия, а требуемые движения подкрепляются. Результатом дрессировки являются сложные и прочные двигательные реакции, которые выполняются животным в ответ на команду человека. Подкрепление при дрессировке может быть как *отрицательным* (болевое воздействие за неправильное действие), так и *положительным* (пищевое подкрепление). Может применяться и *смешанный метод,* при котором неправильные действия наказываются, а правильные – поощряются. Использование дрессировки в исследовании навыков животного определяется четкостью условий, в которые оно ставится, а также возможностью максимально точного учета сигналов, подаваемых дрессировщиком.

Дрессировка – сложный процесс, она не является цепью условных рефлексов. Наибольшая трудность, с которой сталкивается исследователь, заключена в том, чтобы животное поняло, чего ждет от него дрессировщик. Ожидаемые действия должны быть видотипичны для животного, однако в данных условиях могут быть непривычными для него.

Таким образом, искусственная выработка навыков у животных – очень сложный процесс, хотя он бесспорно уступает по степени многоплановости формированию навыков у животных в естественных условиях.

5.2. Роль познавательных процессов в формировании навыков

Известные зоопсихологи Г. Спенсер, К. Ллойд-Морган, Г. Дженнингс и Э. Торндайк в результате исследований, проводимых в середине XX в., пришли к выводу, что процесс формирования навыков осуществляется путем «проб и ошибок». При этом имелось в виду формирование навыков как в отношении ориентации среди компонентов среды, так и в отношении формирования новых сочетаний движений. У животного выбираются случайные действия, которые привели к успешному результату, и закрепляются. Действия, которые не приводят к успеху, постепенно отсеиваются и не закрепляются, а «удачные» действия, многократно повторяясь, формируют навыки. Таким образом, в концепции «проб и ошибок» утверждается, что все действия совершаются стихийно и беспорядочно, животное при этом оказывается как бы пассивным по отношению к компонентам среды.

Однако образование навыков как процесс требует активности животного, избирательного отношения к компонентам окружающей среды

А.Н. Леонтьев предложил критерий для отделения навыка от других форм научения. Этот важнейший критерий он назвал «операцией». *Операция*—компонент деятельности животного, отвечающий условиям, в которых дан побуждающий эту деятельность предмет. Леонтьев предложил считать навыками только закрепленные операции. Выделение операции в двигательной активности животного указывает на то, что это настоящий навык.

Примером выделения операции может послужить опыт с использованием метода обходного пути, который провели А.В. Запорожец и И.Г. Диманштейн. В аквариуме с водой устанавливали поперечную перегородку из марли, а сбоку оставляли узкий проход, через который может проплыть подопытная рыба. В одну часть аквариума помещали рыбу, а в другую часть, отделенную перегородкой, – пищевую приманку для нее (например, мотыля). Рыба могла захватить приманку, лишь обойдя перегородку, это происходило после того, как ей не удавалось подплыть к пище напрямую. Во время поиска пути, который приводил ее к приманке, подопытное животное производило определенные двигательные действия.

В этой локомоторной деятельности Леонтьев предлагает увидеть два компонента. Первый – это направленная деятельность, которая возникает под влиянием свойства самого предмета, побуждающего деятельность, т. е. запаха мотыля, его вида. Второй компонент локомоторной реакции—деятельность, связанная с воздействием преграды, т. е. с условиями, в которых дан побуждающий деятельность предмет. Эта деятельность и будет согласно терминологии Леонтьева операцией.

После того как подопытная рыба усвоит обходной путь к приманке, т. е. выработается двигательный навык, преграду из аквариума убирают. Однако рыба станет в точности повторять свой путь в обход преграды. Со временем путь будет выпрямляться. Таким образом, воздействие преграды в этом опыте прочно связано с воздействием приманки, оба этих компонента выступают слитно и неразрывно, приманка не отделяется от перегородки и наоборот. Следовательно, в этой ситуации операцию можно выделить только условно, она еще не отделима от других компонентов двигательной реакции.

Этот пример с рыбой является примером *автоматизированного навыка* – навыка, который еще находится на очень низком уровне развития. В данном случае познавательный аспект формирования навыка чрезвычайно слаб, поэтому траектория пути к приманке становится настолько сильно закрепленной, что сохраняется даже

после устранения препятствия. Для того чтобы сформировался сложный навык, его познавательный компонент должен быть очень велик. Дня навыков высшего уровня у высших позвоночных животных характерно то, что операциячетко выделяется и играет чрезвычайно важную познавательную роль. Однако это вовсе не означает, что примитивные навыки у них отсутствуют, не имеют значения для накопления индивидуального опыта. Уровень формирующегося навыка зависит от биологии вида и от той ситуации, в которой перед животным возникла задача.

Познавательный аспект навыка проявляется в способах преодоления преграды. При анализе формирования навыков преграда понимается не только как непосредственное физическое препятствие, которое преграждает путь к побуждающему объекту. Преградой при решении стоящей перед животным задачи является л/обЪе препятствие на пути к цели независимо от ее природы. Это экспериментально доказал В.П. Протопопов. Его исследования показали, что абсолютно любые двигательные навыки у животных образуются через преодоление определенной «преграды», причем именно ее характер и природа определяют содержание сформированного навыка. По мнению Протопопова, стимул оказывает на формирование навыка лишь динамическое влияние, т. е. определяет скорость и прочность его закрепления. Преодоление преграды является важным элементом формирования навыка не только при выработке его методом обходного пути, но и при использовании для этой цели других методов, например метода лабиринта и метода проблемного ящика.

Наряду с этим Кардош четко определил границы познавательных возможностей животного при решении задач. Здесь, на его взгляд, имеются две возможности: локомоторное и манипуляционное познавание. При *локомоторном* познавании животное изменяет свое пространственное положение в среде, не изменяя при этом саму среду. При *манипуляционном* познавании происходит активное изменение среды животным.

Манипуляционное познавание осуществляется при формировании инструментальных навыков.

5.3. Научение и общение. Подражание у животных

Роль подражания в формировании поведения у высших животных трудно переоценить. Явление подражания не всегда относится к процессу научения, оно может принадлежать и к инстинктивному поведению. Примером такого подражания может послужить *аллеломиметическое поведение* (взаимная стимуляция), когда выполнение действий (видотипичных) одними животными побуждает других к выполнению таких же действий (например, одновременный сбор пищи). При этом определенный род действий, присущий всем особям вида, поощряется.

Научение путем подражания получило название *«имитационное научение»*. Суть этого процесса состоит в том, что у животного индивидуально формируются новые формы поведения путем непосредственного восприятия действий других животных. Иными словами, в основе такого научения лежит общение с другими особями. Имитационное научение можно разделить на облигатное и факультативное.

В процессе *облигатного* имитационного научения его результат целиком укладывается в рамки определенного видового стереотипа. Путем подражания особи учатся выполнять жизненно важные действия. Все эти действия присущи обычному поведенческому «репертуару» вида. Облигатное научение наиболее характерно для

молодых животных. Примером может служить формирование защитной реакции на хищника в виде бегства у молодняка стайных видов рыб. При этом они подражают поведению взрослых рыб, например при виде поедания хищником других членов стаи. По мнению Л.А. Орбели, такое имитационное поведение чрезвычайно важно, «оно служит главным охранителем вида, ибо громадное преимущество заключается в том, что зрители, присутствующие при акте повреждения члена их же стада или их сообщества, вырабатывают рефлекторные защитные акты и таким образом могут в будущем избежать опасности».

Облигатное имитационное научение служит также важным элементом реакции следования и распознавания молодняком млекопитающих пищевых объектов. Молодые особи таких животных, как птицы и человекообразные обезьяны (шимпанзе), приобретают путем облигатного имитационного научения опыт в гнездостроении.

Простейшее *факультативное* имитационное научение проявляется в имитации движений, не присущих данному виду. При этом имитация происходит на основе аллеломиметического стимулирования. Например, при содержании человекообразных обезьян в условиях, когда животные могут постоянно контактировать с людьми, обезьяны начинают производить разнообразные действия с предметами быта, имитируя действия человека. Это поведение уже не будет видотипичным: формируются новые приемы манипуляционной активности. Такие действия получили название «невидотипичное имитационное манипулирование».

Но не все навыки могут образовываться у животных путем факультативного имитационного научения. Подражание захватывает также область сигнализации и коммуникации.

Явления подражания в естественных условиях среды довольно тесно и сложно переплетаются с внутригрупповыми отношениями животных. Так, в сообществах, помимо взаимного стимулирования к совместному выполнению определенных действий, существует и противоположный фактор – подавление «доминантными» особями действий остальных членов сообщества. Например, в описанном выше опыте обезьяны боялись даже подойти к установке, в которую клали банан, а тем более не решались взять его. Однако у обезьян есть и особые, как бы «умиротворяющие», сигналы. Цель этих сигналов – уведомить доминирующую особь (вожака) о готовности остальных членов стаи только наблюдать. Эта возможность обеспечивает осуществление аллеломиметического поведения и имитационного научения.

Научение на разных этапах поведенческого акта. Любая поведенческая реакция животного начинается с внутреннего стимула (потребности). Этот стимул активизирует животное, побуждает его к началу активной поисковой деятельности. Начальная фаза, само поисковое поведение и завершающая фаза всегда четко генетически фиксированы, однако путь, по которому животное достигнет завершающей фазы поведения, может изменяться. Он зависит от процесса научения, от того, насколько изменчиво поведение животного, в какой степени оно способно к правильной ориентации в условиях изменчивой среды.

У высших животных главным средством достижения завершающей фазы поведенческого акта является факультативное научение. Его успешность зависит от совершенства механизма ориентировки животного в пространстве и во времени. Чем совершеннее эта ориентировка, тем успешнее будет преодоление преграды, т. е. условий, в которых дан объект. Совершенство ориентировочных реакций животного напрямую зависит от уровня его психической деятельности. Наиболее важны здесь высшие психические функции – интеллектуальные возможности. Они придают

поведению животного гибкость и вариабельность, тем самым обеспечивая адаптивные возможности поведенческих реакций.

Вопросы для самоконтроля

1) Процесс научения
2) Значение процесса научения
3) Навыки.
4) Методы выработки навыков
5) Дрессировка
6) Роль познавательных процессов в формировании навыков
7) Научение и общение.
8) Подражание у животных

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Иванов, А.А. Этология с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 624 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5708 — Загл. с экрана.

2. Иванов, А.А. Практикум по этологии с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] / А.А. Иванов, А.А. Ксенофонтова, О.А. Войнова. — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 368 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5707 — Загл. с экрана.

Дополнительная

11. *Иванов, И.И.* Этология с основами зоопсихологии /Санкт-Петергбург – Москва-Краснодар, 2007.-623 с.

12. *Лысов, В.Ф., Максимов, В.И.* Основы физиологии и этологии животных. «Этология животных» М.:Колос. 2004.-255с.

13. *Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С.* Практикум по физиологии и этологии животных. (Глава общая этология) с-226-236. –М.: Колос-255 с.

14. *Гороховская, Е.А.* Этология: Рождение научной дисциплины. С.-Петербург. «Алетея». 2001

15. *Зорина, З.А., Полетаева, И.И., Резникова, Ж.И.* Основы этологии и генетики поведения. М.: МГУ, 2002

Лекция 6

РАЗВИТИЕ ПСИХИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЖИВОТНЫХ В ОНТОГЕНЕЗЕ

6.1. Развитие психической деятельности в пренатальном периоде

В настоящее время сложилось понимание онтогенеза поведения как *совокупности* взаимодействующих внешних и внутренних факторов, сочетания безусловно– и условно-рефлекторной деятельности. Л.В. Крушинский предложил термин «унитарная реакция» для обозначения актов поведения, имеющих сходное внешнее выражение при различных способах формирования. В унитарной реакции объединяются условные и безусловные поведенческие элементы. Такие поведенческие акты направлены к «выполнению определенного акта поведения, имеющего разные пути осуществления и в то же время определенный шаблон конечного исполнения».

На ход онтогенеза поведения оказывает влияние степень *зрелорождения* животного. Данные особенности тесно связаны с историческим развитием вида животных, со средой их обитания и с образом жизни. В зависимости от этого у новорожденных наблюдается разная степень самостоятельности сразу после рождения.

Кроме того, на онтогенез поведения влияют и такие особенности развития животных, как наличие или отсутствие в их жизненном цикле личиночной формы. Зачастую личинка отличается от взрослой особи образом жизни, особенностями передвижения, питания и т. д. Особенно четкие отличия можно наблюдать у беспозвоночных животных, хотя определенные различия отмечаются и у позвоночных. При метаморфозе (превращении личинки во взрослое животное) происходят сложнейшие морфологические и функциональные перестройки организма, которые неизбежно приводят к изменениям в поведении.

К. Фабри предлагает следующую периодизацию онтогенеза поведения:

- ранний постнатальный период;
- ювенильный (игровой) период (выделяется только у животных, которые проявляют игровую активность).

Пренатальный (эмбриональный) период – время развития животного от момента образования эмбриона до рождения (или вылупления из яйца). Поведение животного в этом периоде имеет большое значение для развития поведения в целом. Эмбрионы как позвоночных, так и беспозвоночных животных производят в пренатальном периоде онтогенеза ряд движений («эмбриональные движения»). На данной стадии развития они еще не имеют функционального значения, так как организм не связан в этот период со средой обитания. Однако отмечено, что эмбриональные движения являются своего рода элементами будущих двигательных актов, которые организм осуществляет на более поздних стадиях онтогенеза, – именно тогда эти движения и приобретут адаптационное (приспособительное) значение.

По данным А.Д. Слонима, эмбриональные движения могут оказывать влияние на физиологические процессы, связанные с мышечной деятельностью животного. Они позволяют еще во внутриутробном периоде развития подготовить животное к условиям среды. Такие «тренировочные» движения характерны, например, для детенышей копытных млекопитающих, которые сразу после рождения способны подняться на ноги и быстро передвигаться, следуя за стадом. Способность детенышей осуществлять активную деятельность сразу после рождения определяется двигательными

упражнениями в пренатальном периоде. Отмечено, что эмбрионы этих животных совершают движения ногами, напоминающие ходьбу. К моменту рождения у животного складывается хорошая координация всех физиологических функций, включая вегетативные (например, регуляция частоты дыхания).

Понятие о значении эмбрионального поведения животных для их поведения во взрослом состоянии относительно. Общие закономерности и направление развития функций организма ограничены исторически сложившимися и генетически фиксированными факторами. Однако на развитие эмбриона и его поведенческие реакции оказывают определенное влияние и условия жизнедеятельности взрослого животного.

Эмбриональное научение. В результате изучения поведения животных в эмбриогенезе было отмечено, что оно может включать в себя фрагменты движений, которые влияют на процесс развития животного. С этим связано понятие «эмбриональное научение». В качестве примера можно рассмотреть работы Цин Янг Куо. Этот ученый изучал развитие поведения у куриных эмбрионов. Он показал, что в процессе эмбриогенеза у животных происходит накопление двигательного *«эмбрионального» опыта.* Опыт накапливается за счет *упражнений* зачатков будущих органов. В ходе таких упражнений двигательные функции совершенствуются и получают дальнейшее развитие.

Врожденный компонент поведения нельзя полностью игнорировать. В процессе филогенеза накапливается грандиозный опыт вида, он и реализуется в онтогенезе конкретной особи за счет научения. Научение необходимо, потому что онтогенез поведения не может идти только в видотипичном направлении. Он должен быть биологически полезным для любого животного и соответствовать условиям его жизнедеятельности.

Некоторые элементы поведения, однако, проявляются у животного без эмбрионального научения. В этом случае исключается возможность совершенствования функции органа путем упражнений, а само движение развивается исключительно за счет реализации врожденной программы. Примером такой реакции, которая не требует научения, является реакция поиска соска у детенышей млекопитающих и последующие сосательные движения.

Существовали предположения, согласно которым все поведение животного является только результатом *созревания* врожденных элементов поведения. При этом полностью исключается упражнение органов. У данной точки зрения были свои приверженцы, например американский ученый Л. Кармайкл, который считал поведение практически полностью врожденным. Однако в настоящее время врожденные и приобретенные элементы в онтогенезе поведения не противопоставляются, а воспринимаются как взаимосвязанные элементы.

Ниже дается обзор пренатального развития двигательной активности зародышей разных групп животных.

Беспозвоночные. Известно, что зародыши головоногих моллюсков на ранних стадиях эмбриогенеза вращаются внутри яйца вокруг оси со скоростью один оборот в час. Кроме того, они передвигаются между полюсами яйца. Все движения осуществляются с помощью ресничек. Этот способ передвижения широко распространен среди личинок морских беспозвоночных.

К концу эмбриогенеза у беспозвоночных некоторые жизненно важные инстинктивные реакции формируются окончательно.

Рыбы. Аналогично возникают и двигательные реакции рыб. Они развиваются на *эндогенной* основе (т. е. зависят от внутренних процессов в организме). Движения рыб развиваются в зависимости от созревания соответствующих нервных связей. После развития органов чувств на поведение зародыша начинают влиять и внешние факторы, которые сочетаются с врожденными движениями.

Ко времени окончания эмбриогенеза у костистых рыб можно отметить дрожание, подергивание отдельных частей тела, змеевидное изгибание тела и вращение. Непосредственно перед вылуплением у рыб появляются своеобразные «клевательные» движения и изгибание туловища, облегчающие выход из яйцевидной оболочки.

Амфибии. Эмбриональное поведение амфибий в общих чертах сходно с поведением зародышами рыб. Вначале появляются изгибательные движения тела, затем на этой эндогенной основе формируются плавательные движения и движения конечностей.

Птицы. Материалом для исследования эмбрионального поведения птиц послужили наблюдения за развитием куриных зародышей. Период инкубации у них длится около трех недель, а двигательная активность начинается примерно на четвертый день инкубации. Вначале она представлена движениями переднего конца тела зародыша, постепенно место двигательной активности смещается на задний конец тела. Несколько позднее начинаются спонтанные самостоятельные движения конечностей, головы, клюва, хвоста и глазных яблок.

На протекание эмбрионального периода у птиц большое влияние оказывает биология конкретного вида. Особенно важно отметить различия между *птенцовыми* и *выводковыми* птицами. Если у птенцовых вылупление происходит на ранних стадиях развития, то у выводковых – на поздних стадиях, поэтому при сравнении птенцов одного возраста может оказаться, что у выводковой птицы это еще процесс эмбрионального развития, а у птенцовой – постэмбрионального. У выводковой птицы процессы эмбриогенеза более длительные, формирование морфологических структур и поведения начинается еще в яйце, и к моменту вылупления эти параметры уже практически полностью сформированы. Птенцовая птица вынуждена проходить все эти процессы уже после вылупления.

Млекопитающие. Изучение зародышей млекопитающих затруднено из-за того, что эмбрион развивается в материнской утробе и наблюдения за ним возможны лишь при искусственном извлечении его из организма матери. Такое вмешательство в развитие может отрицательно сказаться как на ходе формирования морфологических структур зародыша, так и на проявлениях двигательной активности.

Эмбриогенез поведения млекопитающих имеет важное отличие от развития поведения зародышей других позвоночных. Двигательная активность у остальных позвоночных (рыб, амфибий, рептилий и птиц) формируется на основе первоначально возникающих общих движений всего зародыша. У млекопитающих же движения конечностей появляются одновременно с такими движениями или раньше. Таким образом, для развития млекопитающих большее значение имеет не эндогенная стимуляция со стороны нервной системы, а раннее развитие в ней чувствительных путей.

Особенности развития эмбрионов млекопитающих обусловлены и наличием у них плаценты. Благодаря этому органу на развитие зародыша оказывает влияние материнский организм, в первую очередь гуморальным путем (за счет действия биологически активных веществ, прежде всего гормонов). Были проведены

эксперименты, в ходе которых на женские зародыши морских свинок воздействовали мужским половым гормоном – тестостероном. Это воздействие привело к изменению у них полового поведения во взрослом состоянии: такие самки проявляли все признаки полового поведения, характерного для самцов морских свинок. Интересно, что воздействие на организм морской свинки тестостероном в постнатальном периоде (после рождения) не оказало такого влияния на их поведение. Таким образом, в эмбриональном периоде половые гормоны влияют на формирование поведения путем воздействия на центральные структуры нервной системы.

Другим примером влияния материнского организма на процесс формирования поведенческих реакций у детенышей млекопитающих могут быть эксперименты с вызыванием состояния стресса у беременных крыс. У таких самок рождались пугливые детеныши, которые проявляли такие особенности поведения независимо от того, какая самка их вскармливала.

Влияние сенсорной стимуляции на двигательную активность эмбриона. Несмотря на то что двигательная активность в эмбриональном периоде может быть вызвана эндогенными процессами (внутренние факторы), большое значение для ее развития имеет и *сенсорная стимуляция* (воздействие стимулов из внешней среды).

Для зародышей птиц большое значение имеет акустический (звуковой) контакт с родительскими особями, который устанавливается непосредственно перед вылуплением. В этот момент начинают функционировать органы слуха и зрения птенца, он может посылать сигналы во внешнюю среду, которые будут восприняты родительскими особями. Одновременно птенец «учится» распознавать голоса родителей, отличать их от других звуковых сигналов. Установлено, что для этого происходит согласование ритма звуковых сигналов родительской особи и невылупившегося птенца. При этом двигательная реакция вылупившихся птенцов на ключевой раздражитель (звуковой сигнал) является врожденной и сочетается с эмбриональным научением. Такое пренатальное распознавание голосов родительских особей отмечается у кайры, гагарки, гусиных, куликов и многих других птиц.

6.2. Развитие психики животных в раннем постнатальном периоде

Постнатальный период развития организма начинается после его рождения (вылупления из яйца). Рождение – поворотный пункт в развитии животного. Однако между пренатальным и постнатальным периодами существует преемственность, хотя после рождения в развитии организма появляются новые факторы и закономерности. Организм сталкивается с совершенно новой для него средой. В таких *острых* условиях происходит приобретение индивидуального опыта, а также продолжается развитие врожденных форм поведения.

В *раннем постнатальном периоде* закладываются основы поведения взрослого животного, организм приобретает навыки общения с другими особями, а также с изменчивой окружающей средой. По мнению Л.А. Орбели, ранний постнатальный период является наиболее чувствительной фазой онтогенеза особи, когда организм активно реагирует на все влияния среды.

Постнатальный период очень специфичен. Особенно это касается тех видов животных, у которых новорожденные особи отличаются по строению и образу жизни от взрослых животных. Такие отличия наблюдаются у большинства беспозвоночных, а также у ряда низших позвоночных, которые обладают личиночными формами (например, круглоротые – миноги, миксины). В этом случае постнатальное развитие

поведения особенно сложно: на основе личиночного поведения происходит созревание качественно отличного от него поведения взрослой особи. Например, у морских брюхоногих моллюсков молодые особи ведут планктонный образ жизни, однако после метаморфоза у взрослых животных проявляются формы придонного движения и питания. Несколько позже у этих животных в полностью сформированном виде проявляется и защитная реакция в виде ухода от врагов. Проводились эксперименты, в ходе которых моллюскам давали возможность приобрести предварительный опыт. Для этого их содержали в воде, в которой раньше плавал хищник. Результаты экспериментов показали, что в этом случае не происходит ускоренного созревания защитной реакции. Таким образом, все реакции моллюска созревают и проявляются в зависимости от развития соответствующих нервных структур.

Большое значение для постнатального периода имеет степень зрелорождения животных. А.Н. Промптов в связи с этим ввел понятие *«ранний биостарт».* Под биостартом он понимал тот момент, когда на животное начинают влиять биологические факторы. Биостарт будет ранним у незрелорождающегося детеныша, который не может самостоятельно обеспечивать свою жизнедеятельность и зависит в этом от родительских особей. Напротив, у зрелорождающегося детеныша есть способности к самостоятельному выполнению всех функций сразу после рождения. Однако такое «полное» зрелорождение встречается редко, чаще оно выражено в той или иной степени. Например, птенцы турухтана нуждаются в обогреве родителями в течение десяти дней после вылупления, а их движения стано – вятся скоординированными лишь на четвертый день. Но в то же время они уже с первых мгновений могут самостоятельно питаться и проявлять реакцию затаивания.

Замечено, что животные с наиболее высокоразвитой психикой относятся, как правило, к незрелорождающимся. Они сталкиваются с внешней средой в состоянии, когда их поведение еще не сформировано. Врожденные основы поведенческих реакций у таких животных могут подвергаться изменениям, поэтому их поведение более лабильно. Однако решающее значение в этом вопросе все же имеют способности животных данного вида к накоплению индивидуального опыта. По этим показателям зрело– и незрелорождающиеся животные различаются только сроками приобретения этого опыта.

Инстинктивное поведение. В онтогенезе инстинктивные движения проходят стадии *формирования* и *совершенствования.* Экспериментально этот факт может быть продемонстрирован при изолированном выращивании детенышей с момента рождения. Опыты на птицах и грызунах показали, что у таких животных развиты отдельные двигательные элементы, однако сами поведенческие акты отклоняются от нормы: нарушаются длительность, частота выполнения и скоординированность поведенческих реакций. Жизненно важные движения выполняются, но нарушается их согласованность друг с другом. Таким образом, инстинктивные движения в поведении животных в ранний постнатальный период, безусловно, присутствуют, однако они требуют дальнейшего развития. Итак, представление о том, что в раннем постнатальном периоде наибольшую роль играет врожденное поведение, верно только применительно к элементарным двигательным реакциям. Инстинктивные акты в целом требуют для своего нормального формирования приобретения индивидуального опыта.

Врожденное узнавание. Важность врожденных форм поведения в раннем постнатальном периоде развития животного прежде всего проявляется в явлении *врожденного узнавания.* В качестве примера можно привести реакцию отыскивания соска у новорожденных детенышей млекопитающих. Они способны ориентировать

свои движения по тактильным раздражителям, двигаясь по направлению к прикосновению. Например, новорожденные щенки при прикосновении к их голове начинают ползти вперед, а при прикосновении к боку поворачиваются в сторону стимула.

Наряду с процессами, имеющими врожденную основу, большое значение для поведения животного имеет ранний индивидуальный опыт. Приобретение опыта в этот период тесно связано с процессами постнатального научения. Например, если стимул, на который существует врожденное узнавание, часто повторяется, но не имеет биологической значимости для животного, оно постепенно «привыкает» к этому стимулу и перестает на него реагировать. Так, птенцы выводковых птиц обладают врожденной реакцией затаивания на приближение хищника. Первоначально такая реакция следует при появлении в небе любого движущегося предмета, но постепенно птенцы начинают реагировать на объекты избирательно и при виде безопасного стимула, например листа, падающего дерева, не затаиваются. Иными словами, врожденное узнавание *уточняется* путем приобретения раннего индивидуального опыта.

Облигатное научение. Иногда врожденное узнавание может изменяться под влиянием включения в работу новых органов чувств. Например, птенцы дрозда после вылупления реагируют на встряхивание гнезда вытягиванием шеи вверх и раскрытием клюва. При этом не имеет значения, каков источник раздражения. После того как у птенцов начинают функционировать органы зрения, такая же реакция начинает проявляться у них и на появление в поле зрения родительской особи. И только через несколько дней после этого птенцы учатся определять точное место приближающейся птицы и вытягивать шею в эту сторону.

Таким образом, помимо врожденного узнавания, для поведения животных в раннем постнатальном периоде большое значение имеет *облигатное научение,* т. е. все формы научения, которые являются для животного жизненно важными в естественных условиях. Облигатное научение близко к врожденному узнаванию, так как тоже специфично для определенного вида, оно образует с врожденным узнаванием целостный комплекс. Для облигатного научения характерна привязанность к определенным периодам онтогенеза. Такие периоды получили название *чувствительных,* или *сенсибельных.* Эти периоды, как правило, очень кратковременны. Особенно много чувствительных периодов в раннем постнатальном периоде, хотя некоторые из них приходятся на более поздние сроки развития поведения.

Факультативное научение. В раннем постнатальном периоде факультативному научению отводится относительно небольшая роль, оно лишь служит дополнением к облигатному научению.

Проводились эксперименты по выяснению сроков формирования компонентов факультативного научения у детенышей разных видов. В ходе экспериментов животному предъявляли искусственный стимул, который не является для этого вида биологически значимым, или обучали его не типичным для данного вида действиям.

У других незрелорождающихся животных факультативное научение начинается в более ранние сроки. Например, у детенышей низших обезьян можно выработать условную реакцию на звук уже в возрасте трех-четырех дней. При этом важно помнить, что первые условные рефлексы на термические (температурные) и тактильные раздражители начинают формироваться у животных уже в первые дни после рождения, особенно это касается зрелорождающихся животных.

Запечатление. Запечатление (импринтинг) – важный момент раннего постнатального периода онтогенеза. Оно относится к формам облигатного научения, но включает в себя и элементы факультативного научения.

В качестве объектов импринтинга могут выступать родительские особи, другие детеныши помета, будущие половые партнеры. При этом запечатлеваются типичные признаки особей того же вида или, напротив, внешние признаки врагов. В последнем случае реакция защиты формируется в результате сочетания этих признаков и предостерегающих криков или других элементов поведения родительских особей. Некоторые ученые отмечают, что импринтинг может способствовать формированию реакции на пищевые объекты и характерные для вида места обитания.

Наблюдения показывают, что у животного могут запечатлеться определенные детали предмета, а не весь его облик.

Наиболее часто импринтинг происходит в скором времени после рождения, при этом он приурочен к короткому периоду времени, имеющему четкие временные границы, – чувствительному, или сенсибельному.

Реакция следования. В этой реакции запечатление проявляется наиболее ярко. Ее суть состоит в том, что детеныши зрелорождающихся животных вскоре после появления на свет неотступно двигаются вслед за родителями и одновременно – друг за другом. Реакция следования характерна как для домашних животных, так и для диких. Например, самка гоголя перед вылуплением птенцов покидает свое гнездо, которое расположено в дупле дерева на высоте около 15 м от земли и улетает. По возвращении она, уже не влетая в дупло, издает призывные крики, побуждающие птенцов покинуть гнездо. Птенцы приближаются к входу, а затем бросаются вниз. Они приземляются, тут же начинают активно передвигаться и следуют за матерью. Мать ждет, пока весь выводок окажется на земле, после чего направляется к водоему, среднее расстояние до которого около 2 км. Птенцы неотступно следуют за ней, двигаясь с достаточно большой скоростью. Когда птицы достигнут водоема, мать входит в воду, а птенцы следуют за ней. Такая же реакция следования присуща и другим птицам. Например, пеганки, которые гнездятся в норах на высоте 3–4 м от земли, подзывают к себе птенцов, которые спрыгивают к ним с этой высоты. Птенцы чистиковых птиц спрыгивают с мест гнездования (высокие скалы) уже в возрасте 19 дней.

Реакция следования проявляется и у млекопитающих. Она хорошо выражена у зрелорожденных животных, особенно у копытных. Их детеныши приобретают способность передвигаться через несколько часов или даже меньше чем через час после рождения. Например, новорожденный верблюжонок уже через 10 минут после рождения делает первые попытки встать, а через 90 минут уже может свободно держаться на ногах; реакция следования формируется у него в течение суток. Запечатление у млекопитающих происходит как на оптические и акустические, так и на *ольфакторные* признаки – запах родительской особи. У изолированных от матерей детенышей импринтинг может произойти на человека, который ухаживает за ними в неволе, если детеныш впервые увидит его во время чувствительного периода. (Однако есть мнение, что в основе формирования привязанности к матери лежат, помимо запечатления, другие факторы.) Реакция следования выражена не только у копытных, она хорошо прослеживается и у грызунов, например у зрелорождающихся морских свинок. Подробно описана реакция следования и у других млекопитающих, например тюленей, а также у рыб.

Значение формирования реакции следования велико, она ориентирована на родительскую особь и на других детенышей того же выводка. Благодаря

формированию этой реакции детеныши сразу же после рождения держатся вблизи родительской особи, которой в такой ситуации легче направлять, контролировать и защищать их. Детеныши учатся отличать свою мать от других, стараются не отставать от нее.

Как и другие случаи импринтинга, реакция следования приурочена к чувствительному периоду, на протяжении которого она формируется. Например, птенцы гоголя выпрыгивают из дупла в течение 12 часов со времени вылупления, это часы сенсибельного периода. У птенцов кур и уток чувствительный период начинается сразу же после вылупления и заканчивается примерно через 10–15 часов. У некоторых животных этот период более продолжительный, например у морских свинок он растянут с шестого до 30—40-го дня жизни. Запечатление происходит очень быстро, часто для этого достаточно одной встречи с объектом.

Для формирования реакции следования необязательно подкрепление. Э. Гесс приводит результаты своих опытов, когда следование за каким-либо предметом у птенцов искусственно затруднялось, например нанесением болевых раздражений. В этом случае реакция не только не исчезала, но и, напротив, становилась более интенсивной.

Запечатление относится к облигатной форме научения, поэтому оно не зависит от каких-либо компонентов среды, даже от тех, которые могли бы послужить подкреплением реакции. Запечатление слишком важно для особи, ее жизнедеятельности, оно должно осуществляться в любых условиях, даже при отсутствии возможности подкрепления. Однако, вероятно, при запечатлении происходит «внутреннее» проприоцептивное подкрепление. При этом источником подкрепления становятся ощущения от самих производимых движений.

Половое запечатление. Импринтинг может влиять на проявляющийся у взрослого животного выбор полового партнера. Это явление получило название *полового запечатления.* Оно обеспечивает особи будущее общение с половым партнером.

Отличие полового запечатления от всех остальных форм импринтинга заключается в том, что его результат проявляется значительно позднее. При этом животное учится распознавать типичные отличительные признаки будущего полового партнера на ранних этапах постнатального развития.

Чаще всего половое запечатление происходит у самцов, они «запоминают» признаки материнской особи в качестве образца особи своего вида. Таким образом, происходит как бы «уточнение» будущего полового поведения. При этом на врожденное узнавание общих видотипичных признаков накладывается распознавание женских видотипичных признаков.

Половое запечатление установлено у разных животных, но особенно ярко оно проявляется у птиц.

Половое запечатление изучено и у млекопитающих, особенно у копытных и грызунов. Большую роль в половом запечатлении играют ольфакторные стимулы. Проводились эксперименты на мышах: в ходе опытов их опрыскивали пахучими веществами. В результате детеныши таких мышей при достижении половозрелости не могли различать пол других особей, поэтому они не находили полового партнера. Подобные эксперименты были проведены и с другими грызунами, например с крысами и морскими свинками. Если самцов грызунов в течение первой недели жизни отделить от матери и отдать на выкармливание особи другого вида, у них можно наблюдать эффект полового запечатления на чужой вид.

Половое запечатление не всегда происходит в детском возрасте, оно может наблюдаться и во взрослом состоянии. Например, по утверждению шведских этологов А. Ферне и С. Сьеландера, самцы рыбки меченосца предпочитают самок той окраски, которую они видели в течение двух месяцев после наступления половозрелости.

Таким образом, в ходе запечатления происходит быстрое постнатальное достраивание врожденного механизма поведения за счет индивидуально приобретаемых компонентов. Благодаря этому инстинктивное поведение уточняется, что обеспечивает эффективное выполнение инстинктивных действий.

Вопросы для самоконтроля

1) Развитие психической деятельности в пренатальном периоде
2) Эмбриональное научение.
3) Влияние сенсорной стимуляции на двигательную активность эмбриона.
4) Развитие психики животных в раннем постнатальном периоде
5) Инстинктивное поведение.
6) Врожденное узнавание.
7) Облигатное научение
8) Факультативное научение

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Иванов, А.А. Этология с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 624 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5708 — Загл. с экрана.

2. Иванов, А.А. Практикум по этологии с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] / А.А. Иванов, А.А. Ксенофонтова, О.А. Войнова. — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 368 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5707 — Загл. с экрана.

Дополнительная

16. *Иванов, И.И.* Этология с основами зоопсихологии /Санкт-Петергбург – Москва-Краснодар, 2007.-623 с.

17. *Лысов, В.Ф., Максимов, В.И.* Основы физиологии и этологии животных. «Этология животных» М.:Колос. 2004.-255с.

18. *Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С.* Практикум по физиологии и этологии животных. (Глава общая этология) с-226-236. –М.: Колос-255 с.

19. *Гороховская, Е.А.* Этология: Рождение научной дисциплины. С.-Петербург. «Алетея». 2001

20. *Зорина, З.А., Полетаева, И.И., Резникова, Ж.И.* Основы этологии и генетики поведения. М.: МГУ, 2002

Лекция 7

РАЗВИТИЕ ПСИХИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ В ЮВЕНИЛЬНОМ (ИГРОВОМ) ПЕРИОДЕ.

7.1. Игры животных

В онтогенезе высших животных, как правило, четко выделяется такой период, как *ювенильный,* или *игровой.* Он явственно прослеживается у зрелорождающихся детенышей, у которых осуществляется созревание поведения в ходе игр, причем происходит это задолго до наступления половой зрелости.

Для объяснения природы игр и их значения в онтогенезе поведенческих реакций существует две основных концепции. Первая концепция принадлежит Г. Спенсеру. В рамках этой концепции игровая деятельность представляется как расход некой энергии, которая в данных условиях является для организма избыточной. Эта энергия не нужна для совершения действий, необходимых для обеспечения жизнедеятельности. Аналогию в данном случае можно провести с так называемыми *«действиями вхолостую»*.

Большинство ученых все же придерживаются взглядов на игровую деятельность как на упражнение в чувствительной и двигательной сфере, которое помогает животному приготовиться к взрослой жизни. При этом большое значение имеет обратная связь. От двигательных систем постоянно поступает информация об успешности игрового поведения, оно корректируется. Российский психолог Д.Б. Эльконин предположил, что игровая деятельность создает препятствия ранней фиксации инстинктивных реакций в готовом виде. Это дает животному возможность сориентироваться в изменчивой среде, «настроить» системы органов чувств и двигательные системы. В.Г. Торп рассматривает игровую деятельность в качестве упражнения, в ходе которого животное приобретает полезные навыки, а также расширяет информацию о мире. При этом, по мнению Торпа, особое значение имеют игры, связанные с манипулированием разными объектами окружающей среды.

Значение игрового поведения для формирования и становления поведения взрослого животного доказано экспериментально. Г. Бингхэм в 1920-х гг. показал, что для нормального спаривания взрослых шимпанзе в детском возрасте им необходимы сексуальные игры. По наблюдениям Г. Харлоу и С.Дж. Суоми другие игры сходным образом помогают формированию у обезьян способностей к стадной жизни.

Игры имеют такое значение не только у обезьян, но и у других млекопитающих. Д. Ниссен совместно с К.Л. Чау и Дж. Семмесом проводил эксперименты над детенышами шимпанзе, которых лишали возможности в раннем возрасте играть с предметами. У таких животных во взрослом состоянии была отмечена очень плохая координация движений передних конечностей: шимпанзе не могли точно определить место касания рукой, неуклюже ощупывали и брали предметы. Нормальные детеныши охотно цепляются за подходящего к ним служителя, однако детеныши в эксперименте не только не хватали его за одежду, но и не протягивали к нему рук. Важный элемент поведения шимпанзе – *«реакция обыскивания»* – у таких детенышей тоже не проявлялся.

Таким образом, в ювенильном периоде основной путь формирования поведения – игры. Однако те компоненты онтогенеза поведения, которые действовали на более ранних стадиях, не исчезают. В ювенильном периоде сохраняются и эти факторы, но

часто в измененном виде, сливаясь с игровой деятельностью. Игра осуществляется на инстинктивной основе, в ней есть элементы научения как факультативного, так и облигатного. Важно отметить, что в ходе игрового поведения совершенствуются не сами взрослые поведенческие акты целиком, а их отдельные компоненты. В процессе игровой деятельности животное накапливает индивидуальный опыт, который будет применен на практике значительно позднее.

Манипуляционные игры – это игры с предметами, в ходе которых происходит манипулирование объектами окружающей среды. К. Фабри описал манипуляционные игры детенышей хищных млекопитающих, на примере которых можно проследить, что вносит игра в поведение взрослого животного.

Лисенок до двенадцатидневного возраста производит манипуляционные движения двумя передними конечностями. Они очень примитивны, в них не задействованы челюсти и отсутствуют движения, которые осуществляются только одной передней лапой. Игровая деятельность проявляется у лисят после того, как у них откроются глаза, в возрасте около 16–23 суток. После этого резко начинается интенсивное развитие двигательной сферы поведения, увеличивается число форм манипулирования, возрастает разнообразие объектов среды, с которыми осуществляется манипулирование. У лисят появляются «игрушки», в роли которых могут выступать разнообразные объекты среды. Детеныши очень активны, подвижны.

Фабри так описывает типичные движения лисят: «поддевание объекта носом (часто с последующим подбрасыванием), удерживание объекта частично или целиком на весу в зубах (в первом случае объект опирается одним концом на субстрат), придерживание объекта ртом или носом на вытянутых вперед передних конечностях, которые неподвижно лежат на субстрате (объект при этом покоится на них, как на подставке), подгребание объекта передними лапами к себе, прижимание объекта к телу, лежа на спине, с одновременным обкусыванием, подталкиванием и передвиганием по поверхности тела носом или передними конечностями. В других случаях объект прижимается конечностями к субстрату, и одновременно часть объекта оттягивается вверх или в сторону зубами. Часто производятся роющие движения и другие».

Именно в этом возрасте в поведении лисят появляются движения, связанные с манипуляциями одной конечностью (прикасание или придавливание объектов одной лапой, поглаживание или прикасание к объектам краем кисти одновременно с отводящими или приводящими движениями конечности, притягивание объектов к себе лапой с их одновременным защемлением согнутыми пальцами или зацеплением их за края когтями).

Таким образом, двигательная активность в ювенильном периоде резко обогащается. Первичные действия изменяются, за счет достраивания на их основе формируются новые действия. Качественные изменения поведенческих реакций развиваются за счет созревания *моторных* (двигательных) и *сенсорных* (чувствительных) компонентов этого первичного манипулирования.

Манипуляционные игры наблюдаются не только у псовых, но и у других млекопитающих.

Игровая активность видотипична. Например, в играх щенков динго преобладают действия, связанные с преследованием одной особи другими. Это хорошо согласуется с образом жизни взрослых динго, которые охотятся, загоняя добычу. Лисята часто во время игр подпрыгивают, затаиваются. Это объясняется специфичными для данного вида приемами охоты, например «мышкованием».

7.2.Совместные игры.

Часто игровая деятельность осуществляется несколькими животными одновременно, т. е. приобретает характер совместных игр. В ходе таких игр помимо уже указанных функций, выполняется еще одна очень важная функция – формирование общения и группового поведения животных. *Совместные игры* – это игры, при которых происходит согласованное действие как минимум двух партнеров. Групповое поведение не только формируется в процессе игр, но и закладывается наследственно, т. е. оно инстинктивно. Если животное с раннего возраста изолировано от других особей, во взрослом состоянии у него все равно проявятся некоторые элементы группового поведения.

Совместные игры могут либо носить характер манипуляционных, либо быть *неманипуляционными,* т. е. выполняться при полном отсутствии посторонних предметов. Второй вариант наиболее широко распространен. В совместных играх проявляются особенности жизни животных данного вида. Например, у морских свинок игры очень активны, состоят преимущественно в совместных пробежках и прыжках, в их играх отсутствуют приемы борьбы, которая появляется в онтогенезе поведения только при наступлении полового созревания. У другого вида грызунов – сурков – наблюдается обратная ситуация. У детенышей этих животных излюбленный метод игры – совместная борьба, толчки и бегство как часть игры. Однако в целом их игры не так подвижны, как у морских свинок.

Очень широко распространены игры у хищных млекопитающих. У куньих, например, они нередко приобретают характер игровой охоты и последующей борьбы, при этом преследуемое животное меняется местами с преследователем. В результате каждая особь получает возможность приобрести двигательные навыки. У детенышей медведя игровая деятельность также проявляется в борьбе, кроме того, медвежата плавают и бегают наперегонки, а также прячутся друг от друга, «репетируя» и отрабатывая приемы охоты затаиванием.

В ходе совместных игр, особенно в ходе игровой борьбы, часто складываются простейшие иерархические отношения между особями. Животные пока как бы получают навыки установки таких отношений, но не устанавливают сами непосредственные отношения соподчинения.

При совместных манипуляционных играх животные не общаются непосредственно, потому что совместные действия детенышей в этой ситуации направлены не друг на друга, а на предметы среды. Такие игры имеют большое значение для формирования коммуникацииживотных, их способности ксовместнымдействиям по изменению среды. Часто совместные манипуляционные игры носят характер так называемых *трофейных* игр. Цель такой игры – завладеть каким-либо предметом, отняв его у партнеров по игре. В трофейных играх четко прослеживаются элементы демонстрационного поведения – демонстрируется обладание предметом, кроме того, происходят игровая борьба, сравнение сил, установление простых первичных иерархических отношений.

Большое значение в совместных играх имеет согласованность действий животных, которая достигается путем обоюдной сигнализации. Такая сигнализация является врожденной, это своего рода ключевой раздражитель для игровой деятельности, поэтому она понятна каждому животному. В качестве сигналов могут выступать специфические позы, движения или звуки, они выполняют стимулирующую роль. Например, у детенышей псовых есть своеобразный ритуал *«приглашения к игре»:*

щенок припадает на передние конечности, совершает резкие прыжки в сторону, виляет хвостом, коротко лает визгливым голосом, дотрагивается до партнера передней лапой, при этом уголки его рта растянуты, уши направлены вперед, а на лбу появляются продольные складки. В игру включаются и сигналы *«умиротворения»,* которые должны показать партнеру, что деятельность носит игровой характер. В противном случае, как иногда происходит у взрослых животных, игра может перейти в настоящую борьбу с тяжелыми повреждениями.

Игровое поведение в сфере общения также характеризуется сменой функций. Так, сигналы, стимулирующие партнера к игре, вне игровой ситуации имеют характер подлинной угрозы и сигнализируют об агрессивном поведении.

Отмечено, что игровое манипулирование особенно интенсивно проявляется при предъявлении животному малознакомых или новых предметов. Именно в таких играх животное активно воздействует на объект. В играх, не имеющих манипуляционного характера, например в беге наперегонки, исследовательская активность проявляется в минимальной степени. При совместных трофейных играх можно говорить об общей исследовательской деятельности животных, что имеет большое значение для формирования общения.

В процессе индивидуального развития познавательная и исследовательская деятельность животного усложняется, т. е. функция этой формы поведения расширяется. После того как животное выходит из гнезда, его исследовательская активность направляется на качественно другие объекты, т. е. помимо расширения функций, происходит и их смена.

В различных играх развиваются общие физические способности животного, например глазомер, сила, ловкость, быстрота и другие качества. Кроме того, совершенствуются элементы поведенческих реакций, связанных с питанием, размножением и другими жизненно важными и биологически значимыми действиями, формируются навыки общения, устанавливается иерархия.

В играх детей, как и в играх животных, осуществляется сложная перестройка связей с факторами и стимулами внешней среды. В ходе онтогенеза изменяются и действия по отношению к этим стимулам. В обоих случаях при переходе от *доигрового* периода к *игровому* резко изменяется двигательная активность, особенно манипуляционная, меняются способы и объекты манипулирования. Однако становление и развитие игровой деятельности у детей имеет более сложный характер, чем у животных, даже высших.

Вопросы для самоконтроля

1) Совместные игры
2) Манипуляционные игры
3) Развитие психической деятельности в ювенильном (игровом) периоде.
4) Игры животных

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Иванов, А.А. Этология с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 624 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5708 — Загл. с экрана.

2. Иванов, А.А. Практикум по этологии с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] / А.А. Иванов, А.А. Ксенофонтова, О.А. Войнова. — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 368 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5707 — Загл. с экрана.

Дополнительная

21. *Иванов, И.И.* Этология с основами зоопсихологии /Санкт-Петергбург – Москва-Краснодар, 2007.-623 с.

22. *Лысов, В.Ф., Максимов, В.И.* Основы физиологии и этологии животных. «Этология животных» М.:Колос. 2004.-255с.

23. *Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С.* Практикум по физиологии и этологии животных. (Глава общая этология) с-226-236. –М.: Колос-255 с.

24. *Гороховская, Е.А.* Этология: Рождение научной дисциплины. С.-Петербург. «Алетея». 2001

25. *Зорина, З.А., Полетаева, И.И., Резникова, Ж.И.* Основы этологии и генетики поведения. М.: МГУ, 2002

Лекция 8

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПСИХИКИ ЖИВОТНЫХ. ЭВОЛЮЦИЯ ПСИХИКИ

8.1. Общая характеристика психической деятельности животных

Эволюция психической деятельности является неотъемлемой частью процесса эволюции животного мира и происходит по закономерностям, определенным этим процессом. С повышением уровня организации животных усложняется их взаимодействие с внешним миром, возникает необходимость в более интенсивных контактах со все большим числом предметных компонентов среды, а также в совершенствовании маневрирования между этими компонентами и активного обращения с ними. Только в этом случае восстанавливается баланс между возрастающим потреблением жизненно важных компонентов среды и уровнем организации организма, а также осуществляется более успешное избегание опасностей и неприятных или вредных воздействий. Но процесс это крайне сложный и длительный, он требует совершенствования ориентации во времени и пространстве, что достигается в первую очередь прогрессом психического отражения.

Можно считать, что именно разнообразные формы движения стали решающим фактором эволюции психики. Одновременно с этим существует и обратная зависимость: без прогрессивного развития психики не может совершенствоваться двигательная активность организмов, не могут проводиться биологически адекватные двигательные реакции, и дальнейшее эволюционное развитие организма замедляется. Само психическое отражение не остается неизменным в процессе эволюции, а претерпевает глубокие качественные преобразования. Первоначально примитивное психическое отражение обеспечивало только уход от неблагоприятных условий. Затем появился поиск условий, благоприятных для организма, не воспринимаемых непосредственно. Такой поиск в настоящее время является постоянным компонентом развитого инстинктивного поведения.

На более высоких уровнях развития, когда уже существует предметное восприятие, а сенсорные действия животных обеспечивают развитие образов, психическое отражение способно полностью ориентировать и регулировать поведение животных. В первую очередь отражение необходимо животному для преодоления разного рода преград, что необходимо для появления лабильных форм индивидуального поведения в меняющихся условиях среды: у большинства животных – навыков, а у высокоразвитых животных – интеллекта. Наиболее глубокие качественные изменения психики в процессе эволюции помогли выделить несколько ступеней эволюционного развития. Наиболее четкая грань проходит между сенсорной и перцептивной психикой.

Перцептивная психика, по определению А.Н. Леонтьева, «характеризуется способностью отражения внешней объективной действительности уже не в форме отдельных элементарных ощущений, вызываемых отдельными свойствами или их совокупностью, но в форме отражения вещей».

В пределах элементарной сенсорной психики, как и в пределах психики перцептивной, можно выделить существенно различающиеся между собой уровни психического развития: низший и высший, а также, по мнению ряда ученых, и некоторые промежуточные уровни. В пределах крупных таксонов всегда имеются

животные, стоящие на разных стадиях психического развития, и все качества высшего психического уровня всегда закладываются на предшествующем, более низком уровне.

Следует помнить, что врожденное и приобретаемое поведение не сменяют друг друга на лестнице эволюции, а развиваются совместно, как два компонента единого процесса. Нет ни одного животного, у которого навыки полностью заменили бы все инстинкты. Прогрессивному развитию именно инстинктивного, генетически фиксированного поведения соответствует прогресс в области индивидуально-изменчивого поведения. Инстинктивное поведение достигает наибольшей сложности как раз у высших животных, и этот прогресс влечет за собой развитие и усложнение форм научения.

8.2. Уровни развития сенсорной психики

Низший уровень психического развития характерен для достаточно большого числа животных. Среди них самыми типичными представителями являются простейшие. Однако и в этой группе есть исключения. Например, инфузории как довольно высокоорганизованные простейшие в развитии элементарной сенсорной психики достигли более высокого уровня, чем большинство остальных простейших.

Поведение животных, которые находятся на низшем уровне развития сенсорной психики, может быть чрезвычайно разнообразным, однако все проявления психической активности у них еще примитивны. Психическая активность появляется у них в связи с появлением способности ощущать, чувствовать. Именно ощущение, реакция на окружающий мир, его факторы и стимулы и есть элементарная форма психического отражения, которая присуща простейшим. Эти животные активно взаимодействуют со средой обитания, реагируют на ее изменения. Важно подчеркнуть, что простейшие не только проявляют определенные реакции на биологически значимые для них изменения в среде, но и реагируют на биологически незначимые факторы. В этом случае стимулы, которые непосредственно не влияют на успех жизнедеятельности особи, выступают в роли сигнала, который отмечает появление жизненно важных для простейшего изменений в среде.

Низшему уровню развития сенсорной психики предшествует уровень *допсихического отражения,* который свойствен, например, растительным организмам. На этом этапе развития организму присущи только процессы раздражимости. С достижением низшего уровня развития сенсорной психики допсихическое отражение у простейших не исчезает, его элементы сохраняются. Примером может служить реакция простейших на такой жизненно важный для них компонент окружающей среды, как температурный режим. В этом случае можно еще говорить о тождественности жизненно важного фактора и фактора, который выступает в роли опосредованного сигнала о наличии важного фактора среды. У простейших отсутствуют специфические терморецепторы, ответственные за восприятие организмом температурного режима. Однако давно доказано, что они проявляют реакции на изменения температуры, причем достаточно дифференцированные.

Психическое отражение и его качества определяются степенью развития способности животного к движению, а также к ориентации в пространстве и во времени, к изменению врожденного поведения.

Способы передвижения простейших чрезвычайно разнообразны. Так, они могут пассивно парить в толще воды, а могут и активно передвигаться. У этой группы животных есть специфические способы движения, которые отсутствуют у многоклеточных. Примерами могут служить передвижение с помощью перемещения

протоплазмы и образования псевдоподий (характерно для амебы), а также «реактивный» способ локомоции – из заднего конца тела под большим давлением выделяется слизь, которая толкает животное вперед (присуще грегаринам). Кроме того, у простейших могут быть и специализированные структуры для передвижения – реснички и жгутики. Эти двигательные структуры являются плазматическими выростами, которые совершают вращательные, колебательные и волнообразные движения, причем реснички представляют собой более сложный эффекторный аппарат, чем жгутики. Благодаря специализации ресничного аппарата (образования скопления и слияния нескольких ресничек, группировки их на определенных участках тела) движения простейших могут становиться более сложными. Например, инфузории рода стилонихии наряду с плаванием могут передвигаться по дну, меняя при этом направление перемещения.

Двигательный аппарат большинства простейших представлен *мионемами* – волокнами, состоящими из миофибрилл. Мионемы располагаются в организме простейшего в виде колец, продольных нитей или лент. Они могут иметь как гомогенную (однородную) структуру, так и поперечную исчерченность. Мионемы дают возможность простейшим животным осуществлять сокращения тела, а также более сложные специализированные локомоторные и нелокомоторные движения. Мионемы отсутствуют у таких простейших, как амебы, корненожки, подавляющее количество споровиков и т. д. Эти простейшие передвигаются за счет сократительных процессов в цитоплазме.

Все формы двигательной активности простейших находятся на уровне инстинктивного поведения – *кинезов*. При этом поведенческие реакции осуществляются в форме положительных или отрицательных таксисов, возникающих на основе ощущения и позволяющих животному адекватно реагировать на условия среды – избегать неблагоприятных условий и двигаться в сторону действия положительных и биологически благоприятных. Инстинктивное поведение простейших еще очень примитивно, так как оно либо лишено поисковой фазы, либо эта фаза очень слабо развита. Психическое отражение на этом этапе также чрезвычайно скудно по содержанию, поскольку его содержимое определяется активным поиском и оценкой раздражителей в поисковой фазе. Поисковое поведение у простейших существует на зачаточной стадии. Например, хищные инфузории способны к активному поиску жертвы. Однако в целом можно отметить, что на низшем уровне сенсорной психики на расстоянии распознаются только, как правило, отрицательные компоненты окружающей среды. Биологически нейтральные факторы еще не имеют сигнального значения, поэтому не воспринимаются животными на расстоянии. Можно сказать, что психическое отражение на этом уровне развития психики выполняет исключительно роль «сторожа»: биологически незначимые компоненты среды воспринимаются организмом только в том случае, если они сопутствуют отрицательным биологически значимым компонентам.

В поведении простейших можно отметить интеграцию в моторной и сенсорной сфере. Примером может служить явление *фобической* реакции (реакции страха) у простейших, например у эвглен. Простейшее, натолкнувшись на препятствие, останавливается и производит передним концом тела круговые движения. Затем эвглена уплывает в противоположном препятствию направлении. Такая интеграция может быть осуществлена при помощи специальных функциональных структур, которые были бы аналогичны нервной системе многоклеточных. Для простейших такие

структуры найдены лишь у инфузорий. Возможно, помимо этого в проведении нервных импульсов участвует система градиентов в протоплазме.

Привыкание по внешним проявлениям очень схоже с утомлением. В отличие от последнего привыкание связано не с растратой энергетических запасов, а скорее с их экономией, с предотвращением траты энергии на осуществление биологически бесполезных для животного движений. В опытах с инфузориями утомление проявлялось в том, что после раздражения животного сильными раздражителями в течение нескольких часов оно совершенно переставало реагировать на стимулы.

У высокоразвитых представителей простейших помимо привыкания уровень развития сенсорной психики характеризуют также зачатки ассоциативного научения. В этом случае устанавливаются временные связи между биологически значимым раздражителем и биологически нейтральным раздражителем. Например, в опытах польского ученого С. Вавржинчика инфузорий учили избегать заплывания в затемненный участок стеклянной трубки с водой, в котором их раздражали электрическим током. Постепенно простейшие переставали заплывать в тень даже при полном отсутствии ударов током на протяжении 50 минут. Такие опыты впоследствии провел другой польский исследователь, Я. Дембовский, который предположил, что в данном случае можно скорее говорить о выработке у инфузорий примитивных условных реакций, что является спорным.

В качестве доказательства способности инфузорий к ассоциативному научению рассматривались результаты опытов с помещением инфузорий в капилляры с загнутым концом. В этот конец капилляра помещали простейшее, а затем фиксировали время, которое понадобится инфузории, чтобы выйти из него. Отмечено, что при повторениях опыта это время значительно уменьшалось. Однако позднее Ф.Б. Эплуайт и Ф.Т. Гарднер повторили эти опыты, причем после каждого эксперимента капилляр тщательно промывался. В данном случае время выхода после каждого повтора опыта не уменьшалось. Ученые сделали вывод о том, что уменьшение времени выхода связано не со способностью инфузорий к ассоциативному научению, а с их ориентации в капилляре по накопившимся там продуктам обмена.

В целом можно сказать, что поведение простейших слабо пластично, потому что практически полностью определяется инстинктивными компонентами, а возможность модификации заключена в явлении привыкания, которое еще нельзя назвать полноценной формой научения. Привыкание полностью обеспечивает необходимую для простейшего лабильность поведенческих реакций. Среда обитания простейших достаточно стабильна, накопление индивидуального опыта для них не так важно, потому что продолжительность жизни простейших чрезвычайно мала.

Высший уровень развития элементарной сенсорной психики достигнут большинством многоклеточных беспозвоночных. Однако некоторые из них (губки, большинство кишечнополостных и низшие черви) являются в этом плане исключением, их сенсорная психика по уровню своего развития сопоставима с психическим развитием простейших. Тем не менее в целом для всех многоклеточных беспозвоночных можно отметить принципиальные изменения в поведении за счет появления специальной системы координации тканей, органов и систем органов – нервной системы. При этом в первую очередь значительно возрастает скорость проведения нервных импульсов: если в протоплазме простейшего она не превышает 1–2 мк/с, то уже в примитивной нервной системе, имеющей клеточное строение, она увеличивается до скорости 0,5 м/с. Нервная система низших многоклеточных может

иметь различное строение: сетчатое (гидра), кольцевое (медузы), радиальное (морские звезды) и билатеральное.

В процессе филогенетического развития нервная система погружалась в мышечную ткань, а продольные нервные тяжи становились все более выраженными, наблюдался процесс цефализации нервной системы (появление обособленного головного конца тела, а вместе с этим – скопление и последующее уплотнение нервных структур в голове). У высших червей (кольчатых) нервная система приобретает вид «нервной лестницы». Головной мозг расположен у них над пищеварительным трактом на переднем конце тела, имеются окологлоточное нервное кольцо и парные брюшные нервные стволы с симметрично расположенными нервными ганглиями, соединенными поперечными тяжами. Именно у кольчатых червей в полной мере выражены признаки высшего уровня элементарной сенсорной психики. Важно отметить, что уровень психического развития определяется не только развитием нервной системы, но и сложностью условий существования организма.

Поведение кольчатых червей (кольчецов) еще не выходит за границы элементарной сенсорной психики, потому что слагается из движений, ориентированных лишь по отдельным свойствам предметов на основе только ощущений. Способности к предметному восприятию, т. е. к перцепции, у кольчецов еще отсутствуют. Возможно, что зачатки таких способностей впервые появляются у свободно плавающих моллюсков-хищников, а также у некоторых полихет. Например, наземный моллюск может начать обходить преграду еще до того, как вступит с ней в непосредственный тактильный контакт. Впрочем, такие способности моллюска тоже ограничены: он не реагирует таким образом ни на мелкие предметы, ни на слишком крупные, изображение которых занимает всю сетчатку.

Как и у простейших, в поведении низших многоклеточных животных первостепенное значение имеет избегание неблагоприятных факторов среды. Однако у них имеются и признаки высшего уровня сенсорной психики, т. е. ведется активный поиск положительных раздражителей. В поведении этих беспозвоночных наряду с кинезами и элементарными таксисами присутствуют зачатки сложных форм инстинктивного поведения (особенно у некоторых полихет, пиявок, а также брюхоногих моллюсков) и появляются высшие таксисы. Высшие таксисы обеспечивают повышение точности и эффективности ориентации животного в пространстве, а также полноценное использование трофических ресурсов.

В поведении высших представителей группы многоклеточных беспозвоночных отмечается ряд элементов, которые характерны для поведения более высокоорганизованных животных. У полихет, в отличие от остальных беспозвоночных, наблюдаются усложнения видотипичного врожденного поведения, которые уже выходят за пределы элементарной сенсорной психики. Так, морские полихеты способны осуществлять конструктивные действия, которые выражаются в том, что черви активно собирают при помощи щетинок материал для будущих сооружений, а затем активно работают над постройкой из него «домиков». Процесс постройки – сложные действия, состоящие из нескольких последовательных фаз, которые могут изменяться, адаптируя процесс к внешним факторам среды. Например, структура домика может меняться в зависимости от характера грунта и скорости течения, рельефа дна, количества опускающихся на дно частиц и их состава, может измениться и материал для постройки. Полихета активно ищет материал для строительства, причем проводит его отбор по размеру. У полихет намечаются зачатки брачного поведения и агрессии, а значит, появляется общение. Истинные брачное поведение и агрессия

начинают развиваться только на низшем уровне перцептивной психики (у членистоногих и головоногих моллюсков) и характеризуются определенной степенью ритуализации. Однако уже у полихет (в частности, у морского червя нереиды) можно наблюдать борьбу за право обладания домиком. В ходе таких «схваток» животные обычно не наносят друг другу сильных повреждений, однако кусаются и могут выгнать особь из домика. При этом ритуализация поведения и какая-либо сигнализация полностью отсутствуют. Агрессивное поведение самца полихеты по отношению к другому самцу при образовании пар отмечали СМ. Эванс и его сотрудники у вида *Harmothoe imbricata.* Брачное поведение отмечено у брюхоногих моллюсков и полихет. Так, у виноградных улиток непосредственному спариванию предшествуют длительные «брачные танцы», во время которых партнеры колют друг друга так называемыми «любовными стрелами» – известковыми иглами. Таким образом, высшие формы поведения проявляются в примитивном и зачаточном виде еще на низших стадиях развития психики.

Нервная система низших многоклеточных еще очень примитивна. Ее первичная и основная функция состоит во внутренней координации всех процессов жизнедеятельности организма. Это становится необходимым в связи с развившейся многоклеточностью строения, появлением новых структур, которые должны функционировать согласованно, «внешние» функции нервной системы являются для нее «вторичными». Они определяются степенью внешней активности животного, которая еще очень слаба и редко превосходит активность простейших. Поэтому «внешняя» деятельность нервной системы, а также структура и функции ее рецепторов получают значительное развитие у беспозвоночныех, ведущих активный образ жизни. Как правило, это свободноживущие формы, способные к активному перемещению в среде.

Пластичность поведения низших многоклеточных, в том числе и кольчатых червей, остается еще маловыраженной. В поведении преобладают инстинктивные компоненты, стереотипные реакции. Индивидуальный опыт практически не накапливается, а научение у этих беспозвоночных выражено чрезвычайно слабо. Его результаты не способны долго сохраняться, а на выстраивание ассоциативных связей требуется длительное время.

Для всех кольчецов характерно привыкание: после многократного повторения воздействия раздражителя, не сопровождающегося биологически значимым эффектом, врожденная видотипичная реакция животного на этот раздражитель утрачивается. Например, дождевые черви после многократного затенения без неблагоприятных для них эффектов перестают реагировать на это явление стремлением уползти на освещенное место. Привыкание наблюдается не только в двигательной активности, но и в сфере пищевого поведения. Например, проводили эксперименты с хищными кольчатыми червями, которым давали кусочки бумаги, пропитанные соком жертвы кольчеца. Вначале червь несколько раз съедал предложенную бумагу, однако после ряда повторов переставал ее принимать. Эксперимент усложнили: кольчецу давали бумагу и настоящую жертву попеременно, в этом случае после многочисленных повторов червь научался различать объекты, поедая пищу и отвергая бумагу с запахом жертвы. Такие же эксперименты проводились на животных с низшим уровнем элементарной сенсорной психики (кишечнополостными полипами). После нескольких аналогичных повторов полипы также начинали отвергать несъедобные объекты еще до их соприкосновения с ротовым отверстием. Таким образом, низшие беспозвоночные обладают способностями, позволяющими им отличить съедобный объект от

несъедобного по побочным физическим качествам. Заметим, что вкусовые качества (прямые физические качества) у обоих объектов были одинаковыми. При определении пригодности в пищу предлагаемого объекта животное ориентируется по его определенному свойству. Это свойство выступает в роли сигнала, а чувствительность животного выполняет роль посредника между жизненно важным компонентом среды и самим организмом. Это свидетельствует о том, что уже на низшем уровне развития у животных появляется психическое отражение в истинном виде.

Ассоциативные связи полихет выражены намного сильнее. Например, проводились опыты по изменению знака поведенческой реакции полихет на освещение. В обычных условиях она отрицательна, но при многократном сочетании с пищевым подкреплением может перестраиваться в положительную. В этом случае при освещении домика полихета не прячется в его глубине, а напротив, активно выползает из убежища.

8.3. Перцептивная психика. Проблема интеллекта у животных

Низший уровень развития перцептивной психики. Перцептивная психика является высшей стадией развития психического отражения. Эта стадия психического развития уже характеризуется наличием подлинных навыков и восприятий. Компоненты среды отражаются организмом как целостные единицы, тогда как на предыдущем уровне развития отражались лишь отдельные свойства или сумма предметных компонентов среды. Именно на этой стадии развития психики появляются *чувственные представления*. Сама перцептивная психика, которая наблюдается у множества живых организмов, обнаруживает большие различия. Поэтому возникла необходимость провести более дробную классификацию, согласно которой первый уровень развития перцептивной психики назван низшим.

Низший уровень развития перцептивной психики характерен в первую очередь для высших беспозвоночных – головоногих моллюсков и членистоногих. Среди членистоногих характеристику этого уровня психического развития лучше всего рассмотреть на примере насекомых – самого многочисленного класса членистоногих.

Специфический образ жизни, различные формы двигательной активности и разнообразие качественно различных агентов среды, управляющих поведением, обусловили развитие у насекомых многочисленных и своеобразно устроенных органов чувств. Среди них наиболее важен зрительный аппарат, так как именно хорошо развитое зрение способствовало оптическому восприятию форм как необходимому компоненту перцептивной психики. Следует помнить, что на уровне элементарной сенсорной психики различение форм животным еще невозможно.

До недавнего времени считалось, что насекомые способны к восприятию формы, но лишь в специфических рамках. В первых экспериментах было показано, что пчелы могут воспринимать только те объекты, которые отдаленно напоминают по своему строению цветок (круги, звездочки). Но позднее, в экспериментах советского зоолога Мазохина-Поршнякова, было доказано, что пчел изначально можно дрессировать и на восприятие непривычных для них фигур, например треугольника или круга, в результате чего был сделан вывод, что пчелы способны распознавать фигуры непосредственно по их графическим признакам.

Подобные опыты на одиночных осах проводил и один из основателей современной этологии Н. Тинберген. Он обучал самок ос распознавать круг из сосновых шишек, выложенных вокруг входа в норку. После того как оса улетала за

добычей, круг передвигался на 30 см в сторону. Возвратившись, оса сперва искала норку в центре круга. В следующих опытах (помимо передвижения круга) шишки заменяли черными камешками, а вокруг норки выстраивали треугольник или даже эллипс из этих камешков, но оса тем не менее прилетала в круг, хотя из предыдущих опытов было известно, что она вполне способна отличить камешки от шишек. Таким образом, пространственная ориентация осуществлялась здесь только по форме (кругу).

Способность к предметному восприятию у высших насекомых заметно ниже, чему позвоночных, что можно объяснить специфическим строением органов зрения. Кроме того, насекомые в большей степени ориентируются не по предметным компонентам среды, а по их отдельным признакам, что в большей степени характерно для стадии элементарной сенсорной психики.

У высших беспозвоночных появляется уже зачатки общения, которое особенно развито у животных, ведущих групповой образ жизни (пчелы, муравьи). Именно у этих насекомых появилась возможность передавать информацию с помощью специальных сигнальных действий. Весьма выражено у беспозвоночных и территориальное поведение. Его зачатки можно обнаружить уже у дождевых червей. У высших беспозвоночных хорошо выражены маркировка индивидуального участка, своеобразное совмещение территориального поведения и передачи информации.

Уже на низшем уровне развития перцептивной психики представлены все те прогрессивные признаки, которые характеризуют перцептивную психику вообще, но во многих отношениях поведение относящихся сюда животных носит и примитивные черты, сближающие его с поведением нижестоящих животных. Поведение по-прежнему ориентировано на отдельные свойства предметов, предметное восприятие выражено слабо. В поведении преобладают жестко запрограммированные элементы, в нем очень мало гибкости. Одновременно с этим на данном уровне развития психики появляется четко выраженный активный поиск положительных раздражителей, таксисное поведение получает мощное развитие. Налицо все виды высших таксисов, включая мнемотаксисы. Именно мнемотаксисы играют важную роль в пространственной ориентации, а в заучивании ориентиров уже проявляется способность к изменению поведения, т. е. к научению.

Хотя у беспозвоночных, в частности насекомых, накопление индивидуального опыта, научение играют существенную роль, наблюдаются и определенная противоречивость в процессах научения, сочетание прогрессивных и примитивных черт. Хорошо заметен переходный этап между инстинктивным поведением и истинным научением, что и помещает данный уровень развития психики между элементарной сенсорной и развитой перцептивной психикой.

Само инстинктивное поведение представлено уже развитыми новыми категориями, такими как групповое поведение, общение. На современном этапе развития науки лучше всего изучен язык пчел, доказано, что у этих насекомых хорошо развиты сложные формы общения. Самые сложные формы инстинктивного поведения закономерно сочетаются у них с наиболее разнообразными и сложными проявлениями научения, что обеспечивает не только исключительную согласованность действий всех членов пчелиной семьи, но и максимальную пластичность поведения особи. Психические способности пчел (как и некоторых других высших насекомых) в некоторых отношениях, очевидно, уже выходят за рамки низшего уровня перцептивной психики.

На низшем уровне перцептивной психики находится и ряд представителей низших позвоночных. Основная причина этого – их относительно малые размеры. Все

беспозвоночные живут в условиях (температура, освещение), в корне отличных от условий обитания крупных позвоночных. Уже поэтому психическое отражение действительности у насекомых, как и у большинства других беспозвоночных, не может не быть принципиально иным, чем у позвоночных. По общим признакам психического отражения, свойственного данному уровню, можно сделать вывод, что у насекомых наблюдается типичное проявление низшего уровня перцептивной психики, но в формах, отвечающих тем особым условиям жизни этих животных, о которых говорилось выше.

Высший уровень развития перцептивной психики. Доказано, что в ходе эволюционного процесса в животном мире образовались как бы три отдельно стоящие вершины: позвоночные, насекомые и головоногие моллюски. Все эти группы довольно рано отмежевались от общего эволюционного ствола и независимо друг от друга достигли вершин развития. Именно у этих животных наблюдаются наиболее сложные формы поведения и психического отражения, обусловленные высоким развитием уровня строения и жизнедеятельности. Представители всех названных групп способны к предметному восприятию, но лишь у позвоночных оно получило полное развитие. Неудивительно, что высшего уровня развития перцептивной психики в ходе эволюции достигли только позвоночные, да и то далеко не все представители этого типа. Лишь у высших позвоночных обнаруживаются все наиболее сложные проявления психической деятельности, которые вообще встречаются в мире животных.

Высокое развитие психической деятельности позвоночных напрямую связано с усложнением их организации, разнообразием движений, усложнением строения нервной системы и органов чувств. Все основные проявления психической деятельности, свойственной животным, описанные в других разделах книги, характерны именно для позвоночных. Рассмотрим наиболее важные из этих проявлений.

В первую очередь это *манипулирование.* Конечности животных, изначально выполнявшие только опорную и локомоторную функции, по мере развития получили ряд дополнительных функций, одной из которых и является манипулирование. Для зоопсихолога особый интерес представляет манипулирование передними конечностями, которое в итоге привело к возникновению орудийной деятельности приматов и послужило биологической предпосылкой зарождения трудовых действий у древнейших людей. Манипулирование свойственно в основном приматам, заметно реже оно наблюдается у представителей других отрядов млекопитающих. При манипулировании животное всесторонне знакомится с предметом, больше узнает о его свойствах. При соответствующих условиях животные получают наиболее всеобъемлющую и разнообразную информацию, необходимую для развития высших форм психической активности. Оказалось, что медведи владеют тремя способами фиксации объекта на весу, еноты – шестью, низшие обезьяны и полуобезьяны – тремя десятками таких способов! К тому же только обезьяны обладают различными двигательными возможностями, достаточными для того, чтобы произвести подлинный деструктивный анализ (расчленение) объекта на весу. Разновидностью манипулирования является и комфортное поведение, хорошо развитое у многих высших позвоночных.

На данном этапе развития перцептивной психики получили свое развитие также зрительные обобщения и формирование представления. Известно, что подлинное восприятие предметных компонентов среды возможно только на основе способности к анализу и обобщению, поскольку только таким способом можно узнавать постоянно

меняющиеся компоненты среды. Все позвоночные начиная с рыб способны к предметному восприятию, в частности к восприятию форм. Высшие позвоночные способны к обобщению, т. е. в опытах они узнают объект, если он не только поменял свое место, но и изменил положение в пространстве. Например, млекопитающие могут быстро узнавать треугольники разного размера и разным образом ориентированные в плоскости. При соответствующем научении высшие позвоночные в состоянии даже в очень сложных ситуациях вычленять существенные детали в воспринимаемых объектах и узнавать эти объекты в сильно измененном виде. Отсюда напрашивается вывод о наличии у позвоночных достаточно сложных общих представлений.

Наличие у позвоночных представлений, выражающихся в отсроченных реакциях, и способности к нахождению обходных путей (включая явления экстраполяции), придает их поведению исключительную гибкость и намного повышает эффективность их действий на поисковых этапах поведенческих актов. Однако способность к обобщению не указывает на высокий уровень психического развития организма. Эта способность служит в первую очередь предпосылкой к развитию сложных навыков, которые составляют основное содержание накопления индивидуального опыта не только в сенсорной, но и в эффекторной сфере деятельности организма.

У высших позвоночных заметно усложняются и процессы общения. У них очень разнообразны средства коммуникации, которые включают в себя элементы различной модальности, например ольфакторные, тактильные. Ольфакторная коммуникация досталась им в наследство от территориального поведения, когда животные активно маркировали границы собственных участков.

Компоненты инстинктивного поведения позвоночных, служащие для общения, в той или иной степени ритуализованы. *Оптическое* общение осуществляется с помощью характерных поз, телодвижений, которые заметно упрощены и имеют четкую последовательность действий. В первую очередь они служат для биологического разграничения видов и в большей степени выражены у близкородственных видов. Конкретные формы оптического общения у высших позвоночных отличаются большим разнообразием и дифференцированностью. У млекопитающих оптическое общение нередко сочетается с ольфакторным, выделение систем общения по отдельным модальностям у этих животных в большой степени условно. В той или иной степени это касается и акустических сигналов, которые у млекопитающих зачастую сопровождаются характерными позами. Наиболее развита звуковая сигнализация у птиц, она охватывает практически все сферы их жизнедеятельности. Большое значение имеют не только четкие межвидовые различия акустического общения, но и различия индивидуальные, по которым особи узнают друг друга.

Таким образом, можно сказать, что на высшем уровне развития перцептивной психики формируются все основные формы поведения животных, а более древние из этих форм, возникшие на ранних стадиях эволюции психики, достигают своего высшего развития.

Сложные навыки представляют собой исключительно динамические моторно-рецепторные системы, обеспечивающие на основе высокоразвитой ориентировочной деятельности выработку весьма пластичных двигательных программ. У высших животных наблюдается слияние ориентировочного процесса с двигательной активностью, и принятие верных решений в меняющихся условиях среды производится на основе высокоразвитого чувственного обобщения. Подобные сложные навыки,

свойственные высшим позвоночным, стали предпосылками для развития высших форм психической деятельности животных – интеллектуальных действий.

Проблема интеллекта животных. Первостепенное значение для интеллектуального поведения имеют *зрительные обобщения,* также хорошо представленные у высших позвоночных. По экспериментальным данным, кроме приматов, зрительное обобщение хорошо развито у крыс, некоторых хищных млекопитающих, из птиц – у врановых. У этихживотных зрительное обобщение зачастую близко к абстрагированию, свойственному мыслительным процессам.

Другой элемент интеллектуального поведения, направленный в двигательную сферу, подробно изучается у позвоночных с помощью метода проблемного ящика. Животные вынуждены решать сложные предметные задачи, находить последовательность отпирания различных запоров и задвижек, чтобы выбраться из клетки или добраться до лакомства. Доказано, что высшие позвоночные решают предметные задачи гораздо хуже, чем задачи, основанные на применении локомоторных функций. Это можно объяснить тем, что в психической деятельности животных преобладает познавание пространственных отношений, постигаемых ими с помощью локомоторных действий. Только у обезьян и некоторых других млекопитающих за счет развития манипуляционной деятельности прекращают доминировать локомоторные действия, животные легче абстрагируются и соответственно лучше решают предметные задачи.

Важной предпосылкой интеллектуального поведения, по мнению К. Фабри, является способность к широкому переносу навыков в новые ситуации. Эта способность вполне развита у высших позвоночных, хотя и проявляется у разных животных в разной степени. Основные лабораторные эксперименты в данном направлении проводились на обезьянах, собаках и крысах. По словам К. Фабри, «способности высших позвоночных к разнообразному манипулированию, кширокому чувственному (зрительному) обобщению, к решению сложных задач и переносу сложных навыков в новые ситуации, к полноценной ориентации и адекватному реагированию в новой обстановке на основе прежнего опыта являются важнейшими элементами интеллекта животных. И все же сами по себе эти качества еще недостаточны, чтобы служить критериями интеллекта, мышления животных».

Какими же основными критериями обладает интеллектуальное поведение животных? Одной из основных особенностей интеллекта является то, что при этой деятельности в дополнение к обычному отражению предметов возникает также отражение их отношений и связей. В зачаточных формах это было представлено еще при формировании сложных навыков. Любое интеллектуальное действие состоит как минимум из двух фаз: фазы подготовки действия и фазы осуществления действия. Именно наличие *фазы подготовки* является характерной чертой интеллектуального действия. По мнению А.Н. Леонтьева, интеллект впервые возникает там, где возникает процесс подготовки возможности осуществить ту или иную операцию или навык.

В ходе эксперимента можно четко разграничить основные фазы интеллектуального действия.

Во всех этих опытах хорошо видны две фазы интеллектуального действия: первая, подготовительная фаза – подготовка орудия, вторая фаза – доставание приманки с помощью этого орудия. Первая фаза вне связи со следующей фазой лишена какого бы то ни было биологического смысла. Вторая фаза – *фаза осуществления деятельности* – в целом направлена на удовлетворение определенной биологической потребности животного (в описанных опытах – пищевой).

Еще одним важным критерием интеллектуального поведения является то обстоятельство, что при решении задачи животное пользуется не одним стереотипно выполняемым способом, а пробует разные способы, которые являются результатом ранее накопленного опыта. Животные пытаются произвести не различные действия, а различные операции и в конечном счете могут решить задачу разными способами. Например, из ящиков можно построить пирамиду, чтобы сорвать висящий банан, а можно разобрать ящик на части и попытаться сбить лакомство отдельными дощечками. Операция перестает быть неподвижно связанной с деятельностью, отвечающей определенной задаче. Именно этим интеллект заметно отличается от любых, даже самых сложных, навыков. Так как интеллектуальное поведение животных характеризуется отражением не просто предметных компонентов среды, а отражает отношения между ними, здесь осуществляется и перенос операции не только по принципу сходства вещей (например, преград), с которыми она была связана, но и по принципу сходства отношений, связей вещей, которым она отвечает.

Несмотря на высокий уровень развития, интеллект млекопитающих, в частности обезьян, имеет четкую биологическую ограниченность. Наравне с другими формами поведения он всецело определяется образом жизни и биологическими закономерностями, за рамки которых животное перешагнуть не может. Это показывают многочисленные наблюдения за человекообразными обезьянами в природе. Так, шимпанзе сооружают довольно сложные плетеные гнезда, в которых проводят ночь, но никогда не строят даже простейших навесов от дождя и во время тропических ливней нещадно мокнут. В природных условиях обезьяны редко пользуются орудиями, предпочитая при необходимости добывать более доступные корма, чем тратить время и силы на добычу труднодоступных.

Даже самые сложные проявления интеллекта обезьян представляют собой в конечном итоге не что иное, как применение в новых условиях филогенетически выработанного способа действия. Обезьяны способны притягивать к себе плод с помощью палки только потому, что в природных условиях им часто приходится пригибать ветку с висящим на ней плодом. Именно биологическая обусловленность всей психической деятельности обезьян, включая антропоидов, является причиной ограниченности их интеллектуальных способностей, неспособности к установлению мысленной связи между одними лишь представлениями и их комбинированием в образы. Неспособность мысленно оперировать представлениями приводит обезьян и к неспособности понимать истинные причинно-следственные связи, поскольку это возможно лишь с помощью понятий, которые у обезьян, как и у всех других животных, полностью отсутствуют.

Между тем на данном этапе развития науки проблема интеллекта животных изучена недостаточно. По существу до сих пор проведены обстоятельные экспериментальные исследования только над обезьянами, преимущественно высшими, в то время как возможность интеллектуальных действий у других позвоночных практически не подтверждена доказательными экспериментальными данными. Вместе с тем ошибочно считать, что интеллект присущ только приматам. Скорее всего, объективные исследования будущих зоопсихологов помогут пролить свет на этот непростой, но очень интересный вопрос.

Вопросы для самоконтроля

1) Совместные игры

2) Проблема интеллекта животных
3) Низший уровень развития перцептивной психики
4) Высший уровень развития элементарной сенсорной психики
5) Низший уровень психического развития
6) Общая характеристика психической деятельности животных

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Иванов, А.А. Этология с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 624 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5708 — Загл. с экрана.

2. Иванов, А.А. Практикум по этологии с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] / А.А. Иванов, А.А. Ксенофонтова, О.А. Войнова. — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 368 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5707 — Загл. с экрана.

Дополнительная

26. *Иванов, И.И.* Этология с основами зоопсихологии /Санкт-Петергбург – Москва-Краснодар, 2007.-623 с.

27. *Лысов, В.Ф., Максимов, В.И.* Основы физиологии и этологии животных. «Этология животных» М.:Колос. 2004.-255с.

28. *Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С.* Практикум по физиологии и этологии животных. (Глава общая этология) с-226-236. –М.: Колос-255 с.

29. *Гороховская, Е.А.* Этология: Рождение научной дисциплины. С.-Петербург. «Алетея». 2001

30. *Зорина, З.А., Полетаева, И.И., Резникова, Ж.И.* Основы этологии и генетики поведения. М.: МГУ, 2002

Лекция 9

ЭТОЛОГИЯ

9.1. Этология как одно из направлений изучения психики животных

Этология (от греческих слов этос – характер, нрав и логос – учение) – наука, изучающая биологические основы поведения животного, а также его значение в процессе онтогенеза и филогенеза для приспособления к среде обитания.

Предметом этологии являются непосредственные акты внешней активности – законченные, координированные действия животных, связанные некоей целесообразностью. Этологов интересуют воплощенные формы поведения животных, в отличие от зоопсихологов они избегают обращения к психике.

Этологические исследования основываются прежде всего на наблюдении за поведением животных в естественных условиях среды (т. е. в так называемой «дикой природе»), а также в ходе различных экспериментов и опытов в лабораторных условиях. Результаты таких наблюдений позволяют составить так называемые *«этограммы»*. Сравнение этограмм животных, относящихся к разным видам, позволяет приблизиться к пониманию эволюции их поведения. Другая важная проблема – выявление значимости поведения животного для процесса его приспособления к условиям обитания.

Первые работы по изучению поведенческих реакций животных относятся к XVIII в., когда **Д. Уайт** и **Ш.Ж. Леруа** впервые применили научный подход к изучению поведения животных. Основоположником изучения поведения животных является **Ч. Дарвин.** Своей теорией естественного отбора он заложил основу эволюционной точки зрения на поведение животных. Кроме того, Дарвин провел многочисленные наблюдения за поведением животных, доказывающие эволюционное единство человека как биологического вида с другими животными. Он впервые сформулировал представление об инстинкте, которое было с успехом использовано в классической этологии. Деятельность Дарвина по изучению поведению животных продолжил его последователь **Г. Романее.** Его работа «Умственные способности животных» (1882) была первой попыткой обобщить данные по сравнительной психологии. Романее, однако, не всегда критично оценивал факты, в частности приписывал животным разум и такие чувства, как ревность. Его результаты были опровергнуты работой **К. Моргана** «Введение в сравнительную психологию», что привело в дальнейшем к более тщательному контролю над проведением экспериментов и строгой оценке результатов.

Становление этологии как самостоятельной науки относится к 1930-м гг. XX в. Ее возникновение связано с работами австрийского ученого **К. Лоренца** и голландского ученого **Н. Тинбергена.** Вместе со своим учителем **О. Хейнротом** они основали «объективистскую» школу. Их исследования основывались на проведении наблюдений в естественных условиях. Изучались в основном высшие позвоночные, в меньшей степени—беспозвоночные. Ученые этой школы сформулировали представление о релизерах (см. 2.3, с. 34), об их значении в поведенческих актах. На основе этих представлений была разработана теория поведения. Лоренц и Тинберген уделяли особое внимание изучению внутренних механизмов поведенческих актов, чем установили связь между этологией и физиологией. Исследования Лоренца и

Тинбергена были подготовлены работами американских ученых **Уитмена** и **Крейга** и немецкого ученого **О. Хейнрота.**

Лоренц и Тинберген подчеркивали особую важность исследования поведения животных в естественных условиях. Они пытались соединить функциональное (эволюционное) и механизменное (причинное) понимание поведения. При этом научный подход Лоренца отличался философской направленностью.

Наряду с Лоренцом и Тинбергеном одним из основателей этологии как самостоятельной науки считается немецкий ученый **К. Фриш.** Его исследования имеют в своей основе тщательные наблюдения за поведением животных и отличаются тонким пониманием биологических функций живых организмов. Основным вопросом научных исследований Фриша было выяснение способов получения животными сведений об окружающей среде. Его научные интересы были связаны с изучением поведения медоносных пчел и рыб. Самым значительным вкладом Фриша в развитие этологии стал его труд о коммуникации медоносных пчел.

В 1973 г. К. Лоренцу, Н. Тинбергену и К. Фришу была присуждена Нобелевская премия по медицине.

Современные этологи при изучении поведения животных руководствуются четырьмя вопросами, которые сформулировал Н. Тинберген в статье «Задачи и методы этологии» (1963).

1. Каковы причины совершения животным того или иного поведенческого акта?
2. Как происходит становление поведенческого акта в процессе индивидуального развития особи?
3. В чем значение этого поведенческого акта для выживания особи?
4. Как проходило эволюционное становление этого поведенческого акта?

В целом можно отметить, что этология как наука о поведении животных предполагает определенный круг проблем, которые должны быть решены при изучении каждого конкретного поведенческого акта. Целью таких исследований должна быть не простая фиксация поведенческих форм, а выявление взаимосвязей между ними и событиями в организме и вне его. Эти события предваряют данный поведенческий акт, сопровождают его или следуют за ним.

Прежде всего при изучении поведения животных чрезвычайно важно провести так называемый *«причинный анализ».* Суть такого анализа сводится к выяснению взаимосвязей между изучаемыми поведенческими реакциями и теми событиями, которые предшествовали им во времени. При этом временные связи между этими двумя последовательными событиями могут быть сложны и многообразны, лишь иногда ограничиваясь схемой «причина – следствие».

Причинный анализ поведения сложен и всегда состоит из нескольких этапов. *Предварительный* этап заключается в *определении места поведенческого акта в этологической классификации.* После того как это место определено, необходимо установить собственно связи между условиями, которые предваряли поведенческий акт, и самим актом. В ходе такого анализа могут быть получены определенные *причинные факторы.* В качестве таких факторов могут выступать реальные факторы среды, переменные, которые связывают эти факторы с конкретным поведенческим актом, или взаимозависимости самих поведенческих актов. Примером может служить изучение демонстрационных поз у птицы. Если эти позы сочетаются с ударами и нападением на другую особь того же вида, то эти поведенческие акты следует отнести к агрессивному поведению. Если же подобная реакция возникает у птицы при рас – сматривании своего отражения в зеркале, становится понятным, что причиной

поведенческих актов являются определенные зрительные стимулы, которые нужно выявлять в дальнейших исследованиях. Может быть установлена и зависимость данной поведенческой реакции от определенного времени года или времени суток. В этом случае следует обратить внимание на установление внутренних факторов поведения. Однако на современном этапе развития науки, и этологии в частности, такое описательное изучение поведенческих актов не всегда достаточно. Оптимальным будет анализ, проведенный на всех структурных уровнях организма. Необходимо не только наблюдать за поведением, но и отмечать функционирование в данный момент рецепторов, эффекторов и самой нервной системы. Такие возможности предоставляют физиология высшей нервной деятельности, сравнительная психология и другие науки, тесно контактирующие с этологией.

Другой круг проблем этологии связан с *анализом причин поведения.* При этом обращается внимание на онтогенетический аспект становления поведенческого акта, отмечается влияние, оказываемое на его формирование изменениями окружающей среды. Из этих вопросов возникает и третий круг проблем этологии – *выявление следствий поведенческих актов.* Такие следствия могут проявляться как через краткий временной промежуток, так и по прошествии длительного периода времени. Так, непосредственные следствия могут проявляться через изменения в самом организме. В этом случае данная поведенческая реакция может повториться и в последующее время. Кроме того, эффект поведенческого акта может быть и отдаленным. Например, формирование определенной поведенческой реакции у молодого животного может оказать в отдаленном будущем существенное влияние на его участие в процессе размножения. Так, особи с «неправильным» половым запечатлением зачастую не могут найти полового партнера и, следовательно, «выпадают» из процесса размножения. Индивидуальные различия особей в поведенческих реакциях открывают широкие возможности для естественного отбора.

9.2. Этология на современном этапе развития

В современном понимании этология – наука о поведении животных. Все этологи едины во взглядах на то, какой круг проблем должна охватывать эта наука. Считается, что все многообразие этологических проблем можно свести к четырем основным вопросам, которые определил еще Н. Тинберген. Однако если по самим вопросам среди этологов наблюдается единство, то по поводу конкретных способов нахождения ответов на эти вопросы разгораются оживленные дискуссии.

Так, по мнению ряда этологов, *к предмету* этологии можно отнести только те наблюдения за поведением животных, которые были произведены в естественной для них среде, т. е. в условиях дикой природы. Другие ученые признают право на существование особой отрасли этологии – *антропогенной этологии.* Эта сфера включает в себя наблюдения за животными, которые производятся не в естественных условиях, а в местах жизнедеятельности человека.

Следующей точкой зрения на предмет этологии и способы добывания знаний в рамках этой науки является *экспериментальная зоопсихология.* В ее арсенал входят такие методы, как моделирование разнообразных поведенческих ситуаций, которые не встречаются в естественных условиях обитания данного животного, лабораторные исследования и опыты. Очень важны при этом контроль за полученными результатами и их статистическая обработка. Приверженцы классического направления этологии не признают экспериментальную зоопсихологию как часть этологии.

Согласно четвертой точке зрения зоопсихология – целостная наука, которая включает в себя этологию (наблюдение за животными в естественных условиях), экспериментальную психологию (эксперименты по моделированию различных поведенческих ситуаций), а также физиологию (морфологические и функциональные исследования мозга). При этом ни в коем случае нельзя рассматривать все эти отрасли зоопсихологии как отдельные, тем более противопоставляемые друг другу части. Они взаимно дополняют сведения, предоставленные другой отраслью. Например, данные этологии очень важно рассматривать в комплексе с наблюдениями, полученными физиологией. Это поможет проследить не только за самим поведенческим актом, но и выявить его причины, механизмы, которые лежат в его основе, упорядочить и систематизировать факты, сделать результаты наблюдений более наглядными.

Этология на современном этапе развития включает множество гипотез и теорий. В последнее время интенсивно развиваются *коммуникативные* и *социобиологические* концепции в этологии. *Социобиология* как наука нередко противопоставляется самой этологии. Сторонники таких представлений считают, что в круг проблем этологии входит исследование только биологических аспектов поведенческих реакций животных, тогда как социобиология изучает проблемы социальных связей животных и поведенческой этологии. В данном случае этология исключительно теоретична, «созерцательна», это своеобразная система философских концепций, носящая объяснительный характер. Социобиология же рассматривается как «вычислительное» направление, связанное с анализом поведенческих реакций на уровне механизмов, это более точная наука, чем этология. Однако социобиология не может быть противопоставлена этологии, потому что при изучении ряда поведенческих форм трудно бывает разделить поведение на «этологические» и «социобиологические» моменты.

Некоторые авторы в связи с этим выделяют так называемую «нелингвистическую» гипотезу поведения. Эта гипотеза основана на представлении об эквивалентности способов реагирования животных на различные раздражители. В данном случае одинаковый характер реакции будет служить способом установки социальных связей. При этом вводится понятие формирования эквивалентного класса—реагирования на различающиеся стимулы одинаковым образом (предполагается, что эти стимулы принадлежат к одному классу. При этом происходит своеобразное объединение сенсорных ключей, которые служат для индивидуального узнавания особей и ситуаций. Такая эквивалентность стимулов поможет описать формирование абстрактных представлений у животных, таких как одинаковость, симметрия, переходность или эквивалентность. Абстрактные представления могут быть использованы животными в разнообразных социальных и коммуникативных взаимоотношениях, например при сигналах опасности, соперничестве за территорию, иерархических связях в группах, родственных или дружеских взаимодействиях. Опыт, накопленный этологией на современном этапе развития, предполагает возможность формирования у животных абстрактных образов на основе обобщения свойств разных объектов. Однако достоверных данных по этому вопросу еще недостаточно.

В современной этологии широко распространен *сравнительный подход* к изучению поведенческих реакций животных. Чаще всего рассматривают межвидовые различия форм поведения. Накопленный к настоящему времени обширный материал по поведению животных, относящихся к различным систематическим группам, уточняется, обрабатывается статистически. Сравнительный подход позволяет выявить такие типы и формы поведения, которые являются общими для представителей разных

систематических групп, определять различия в их поведении, т. е. выделять *независимые поведенческие переменные.* Кроме того, на основе сравнительного анализа могут быть выдвинуты, уточнены и проверены гипотезы эволюционного становления поведенческих форм.

Сравнительный подход имеет и свои особенности, которые необходимо учитывать при его применении. Прежде всего большие сложности представляет само выделение данных о поведении животных разного уровня исторического развития. Некоторые способности животных, стоящих на высоком уровне эволюционного развития, могут выглядеть простыми по сравнению с аналогичными свойствами более примитивных животных. Кроме того, чрезвычайно важно обращать особое внимание на внутривидовую изменчивость поведения животных одного вида. Уровень развития какой-либо формы поведения у особи одного эволюционного уровня может превосходить развитие этой же способности у конкретной особи более высокого уровня.

Следует учитывать и тот факт, что сходство в поведении животных, относящихся к разным видам, может быть связано с возникновением параллельной эволюционной адаптации и основываться на совершенно разных причинах. Именно поэтому, для того чтобы проводить глубокий анализ сходства и различия в поведенческих формах, нужно начинать с исследования поведенческих актов близкородственных видов, а затем уже переходить к более далеким видам. При этом основными методами будут служить *обобщение* и *сравнение.*

В качестве примера проблем сравнительной этологии можно рассмотреть проблему установления иерархического статуса животных по степени развития их интеллектуальных способностей. В этом случае трудность заключается прежде всего в поиске способов адекватной *оценки возможностей интеллекта животного.* Классификации, построенные на приблизительной оценке, без разработки специальных способов оценки могут быть ошибочными и субъективными. Однако разработан целый ряд экспериментальных методов оценки умственных способностей животных, например определение уровня развития интеллекта при решении экспериментально поставленных задач на научение. Животному предлагается решить какую-либо задачу на научение, при этом ученые определяют различия в мыслительной деятельности животных, в стратегии принятия решения. Важно учитывать и особенности обитания животных в естественных условиях, и поведенческие навыки, которыми обладает особь. При этом за счет решения дополнительных задач на выбор общего правила из набора разнообразных стимулов можно на порядок повысить точность экспериментальных выводов. В качестве примера применения такого подхода к оценке интеллектуальных способностей животных разных видов можно привести результаты экспериментов на птицах – воронах и голубях. В результате опытов было выявлено, что если голуби при решении задач запоминают решение, то вороны способны обучиться общему правилу решения. Таким образом, согласно данному подходу к оценке, вороны превосходят голубей по умственным способностям.

Еще одна проблема сравнительной этологии – подбор таких задач для животных, которые были бы адекватны для многих видов, а кроме того, были бы сравнимы между собой.

Современная теоретическая этология уделяет большое внимание проблеме исследования когнитивных способностей животных. *Когнитивный подход* позволяет интерпретировать конкретные поведенческие акты и способствует созданию новых теорий поведения. В рамках такого подхода происходит интеграция результатов

социологического, психологического, кибернетического, лингвистического и философского исследований мышления. В целом когнитивный подход полностью разработан в рамках психологии человека, однако он может применеться и для изучения поведения животных, т. е. в этологии. Однако в этом случае возникает ряд проблем.

Анализ поведения животного с позиции какой-либо модели познавательного процесса очень сложен. Так, чрезвычайно трудно корректно доказать использование животным дедукции или индукции как методов рассуждения при решении задачи. Доказательство аналогичного метода рассуждения проще, однако при этом модель познавательного процесса неизбежно упрощается. Применение семантических и синтаксических моделей еще более нереально, потому что они очень далеки от форм контактов животных. В качестве основы когнитивного подхода в этологии может быть использовано представление о мышлении как о манипулировании моделями внешней среды.

Когнитивный подход предусматривает изучение онтогенетического аспекта научения у животных. Введено представление о *механизме когнитивного развития.* Это разнообразные психические процессы, которые улучшают способность развивающегося организма к переработке информации. Выделено несколько типов таких механизмов когнитивного развития. Все они проявляются в познавательной активности как животных, так и человека. По мнению психологов, в основе когнитивного развития лежат такие нейронные механизмы, как ассоциативное соревнование, кодирование, аналогии и выбор стратегии поведения. Однако для животных существование таких механизмов окончательно не доказано.

Для этологии большое значение имеет теория, согласно которой постоянной характеристикой любого нейронного механизма является конкурентное взаимодействие между психологическими и физиологическими процессами, которые происходят в организме животного. Такое взаимодействие позволяет поведению быть изменчивым, способным адаптироваться к изменяющимся условиям среды. Кроме того, благодаря конкуренции этих процессов в организме происходит постоянный отбор наиболее эффективных механизмов когнитивного научения в условиях данной среды.

В современной этологии есть три основные концепции, каждая из которых имеет своих сторонников. Самой популярной из них является *концепция бихевиоризма.* Теоретической базой бихевиоризма является научный позитивизм, при этом поведение животных в рамках бихевиористской концепции изучается с помощью объективных методов. Научные эксперименты строятся на основе научного позитивизма, соответствующим образом выстраиваются также и объяснения поведенческих актов. В объяснения вносятся внутренние переменные, с помощью которых устанавливается связь между реакцией и вызывающим ее стимулом.

Второй тенденцией, распространенной в современной этологии, является *функционализм.* Функционализм предполагает изучение активности и строения организма с биологической, а также с филогенетической точки зрения. При этом считается, что для предсказания поведения животного вполне достаточно знаний о его строении. Поведение рассматривается как адаптивное по своей природе, в течение жизни особи структуры и функции могут изменяться.

Третьей концепцией, которая противоположна первым двум, является *когнитивная психология.* Она изучает многообразные процессы переработки информации, при этом допускается внутренняя обработка внешней информации. Методы демонстрации структур сознания, которые использует когнитивная

психология, часто не принимаются этологами, так как эти методы скорее применимы к исследованиям и описанию поведения человека.

Все эти тенденции взаимно дополняют друг друга, они не имеют принципиальных различий, а затрагивают лишь методологические приемы описания.

Материальным субстратом этологии являются данные функциональной анатомии, физиологии, эндокринологии и других разделов естественных наук. Все эти данные чрезвычайно важны для анализа и прогнозирования множества форм поведения животных и человека. Этология на современном этапе развития имеет *нейробиологическую основу.* Изучение нервной системы чрезвычайно важно для объяснения результатов наблюдений за животными в естественных или экспериментальных условиях. Между поведением животного и развитием его нервной системы прослеживается прямая зависимость. Чем выше животное по уровню развития, тем сложнее способы его взаимодействия с внешним миром и тем сложнее устроена его нервная система.

Нейробиология включает в себя много биологических дисциплин: физиологию и психологию человека и животных, эмбриологию, анатомию, генетику, молекулярную биологию, цитологию, биофизику и биохимию. Нейробиология рассматривает вопрос об управлении нервной системой всех процессов жизнедеятельности животного. В нее входят молекулярная нейробиология, нейрохимия, нейрогенетика и нейроэмбриология. Все эти отрасли нейробиологии собирают информацию о механизмах и месте хранения информации в нервной системе, ее происхождении и свойствах.

Современная этология тесно сотрудничает с такими биологическими отраслями, как физиология высшей нервной деятельности, биохимия и биофизика. Эти науки дополняют этологию знаниями о том, по каким законам работает нервная система во время выполнения поведенческих актов, какие закономерности лежат в их основе. Часто в тесном сотрудничестве с этологией и нейробиологией находятся эволюционная морфология и антропология. Антропология позволяет рассмотреть эволюционное развитие мозга человека, а эволюционная морфология предполагает исследование эволюционного развития и становления нервной системы животных, начиная от простейших и заканчивая человеком.

Вопросы для самоконтроля

1) Этология на современном этапе развития
2) Этология как одно из направлений изучения психики животных

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Иванов, А.А. Этология с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 624 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5708 — Загл. с экрана.

2. Иванов, А.А. Практикум по этологии с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] / А.А. Иванов, А.А. Ксенофонтова, О.А. Войнова. — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 368 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5707 — Загл. с экрана.

Дополнительная

31. *Иванов, И.И.* Этология с основами зоопсихологии /Санкт-Петергбург – Москва-Краснодар, 2007.-623 с.
32. *Лысов, В.Ф., Максимов, В.И.* Основы физиологии и этологии животных. «Этология животных» М.:Колос. 2004.-255с.
33. *Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С.* Практикум по физиологии и этологии животных. (Глава общая этология) с-226-236. –М.: Колос-255 с.
34. *Гороховская, Е.А.* Этология: Рождение научной дисциплины. С.-Петербург. «Алетея». 2001
35. *Зорина, З.А., Полетаева, И.И., Резникова, Ж.И.* Основы этологии и генетики поведения. М.: МГУ, 2002

Лекция 10

ИЗУЧЕНИЕ ЧАСТНОЙ ЭТОЛОГИИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

10.1 Этология КРС

Этиологические исследования телят включают в себя изучение их основных жизненных проявлений в процессе роста и развития.
Определите и опишите особенности основных форм поведения: пищевого, комфортно-гомеостатического, пассивного и активного оборонительного, исследовательского, игрового, подражательного, экстраполяционного, в экстремальных ситуациях, сна, а также формирование типов социального поведения — стадного, ритуального, полового, коммуникационного. При этом ведите учет и регистрацию с помощью специальной аппаратуры времени, затраченного на лежание, сон, стояние, ходьбу, питье, поедание грубого корма, концентрированного корма и жвачки, а также количества актов дефекации, мочеиспускания, характера реакции телят на появления и действия коровы-матери, ухаживающего персонала, посторонних людей, животных, новых предметов, проявлений общения и коммуникации после объединения телят в группы.
У взрослого крупного рогатого скота обратите внимание на: выбор (предпочтение) вида корма, продолжительность времени приема корма, скорость потребления корма, распределение приема корма по времени, приема воды (количество приемов и объем), время потребления воды и его распределение по периодам, жвачный процесс (число периодов и продолжительность), дефекацию и мочеиспускание (ритуальное поведение, частота, объем кала и мочи), отдыха (число периодов, время, поза, выбор места для лежания, сна, распределение времени стояния, лежания, сна), двигательную активность (распределение времени, продолжительность, расстояние), поведение коров на пастбище (выбор корма, причины беспокойства, двигательная активность, время пастьбы, соблюдение индивидуальных дистанций), проявления оборонительного поведения, исследовательского, экстраполяционного и социального поведения (способы взаимного общения между животными, социальные отношения), поведение быка, поведение коровы в период полового возбуждения, поведение, связанное с доением.

10.2. Изучение частной этологии овец

Этнологические исследования ягнят включают в себя изучение их основных жизненных проявлений в связи с интенсивной перестройкой структур и процессов тканей и органов, приспособлением к новым типам питания, микроклимату, погодным влияниям. Обратите внимание, определите и опишите особенности пищевого поведения в раннем постнатальном периоде. Ягнята рождаются высоконогими; их рост в высоту продолжается интенсивно и в последующем. Как при сосании ягненок изменяет положение шеи и головы, конечностей? Интенсивный рост связан с большими потребностями в питательных веществах. Как часто ягненок сосет? Стимулирует ли ягнят к сосанию временная изоляция их от матерей? Как на число сосаний влияет степень освещенности? Ведет ли нарушение режима у ягнят к компенсации более тесным контактом с матерью? Как с возрастом меняется предпочтение к видам кормов? Влияет ли степень освещения на продолжительность

сна ягнят? Как рано у ягнят начинают проявляться исследовательское, игровое, подражательное, пассивное и оборонительное типы поведения, формироваться тип социального поведения?
При изучении жизненных проявлений у взрослых овец обратите внимание и оцените способность выбора (предпочтения) съедобных частей растений (листочков, тонких стебельков, зерен) в грубых кормах, лучших растений на пастбище; проявление вкусовой избирательности, чередование пастьбы с периодом жвачки, изменение пищевого поведения в зависимости от рациона; пищевого, питьевого и комфортного поведения в зависимости от погоды и микроклимата, значительность приспособляемости к способам содержания, жизненные проявления, обусловленные внутренними и внешними стимулами, связанными с особенностями использования территории, степень проявления стадного поведения по сравнению с поведением, связанным с самосохранением, выраженность проявления преимущества положения одних особей по отношению к другим, полового ритуального поведения у баранов, способность адаптации к различным стрессам, выраженность проявления пассивного оборонительного поведения, выраженность агрессивного поведения баранов, способность преодолевать большие расстояния.

10.3. Изучение частной этологии кроликов

Этологические исследования крольчат включают в себя изучение их основных жизненных проявлений с учетом биологических потребностей. Крольчата рождаются слепыми и голыми. Первые 20 суток жизни новорожденные крольчата питаются только молоком и остаются в гнезде. Ведите наблюдение за материнским поведением крольчихи-матери и определите, кормит ли крольчат она в гнезде в определенное время или в разное, при отсутствии отвлекающих факторов или независимо от них. У крольчат в первые 45 суток жизни ограничены возможности механизмов теплорегуляции поддерживать температуру тела на нормальном уровне при температурном дискомфорте. Определите, как долго вне гнезда могут пребывать крольчата в зависимости от возраста.
При изучении жизненных проявлений у кроликов определите, и опишите все основные формы поведения (пищевое, комфортное, оборонительное, исследовательское, игровое, подражательное, в экстремальных и критических ситуациях, половое, материнское, стадное, ритуальное, коммуникацию). Определите, высокие или низкие у кроликов функциональные возможности всех сенсорных систем, как тонко они реагируют на изменение условий внешней среды. Большие ли у них потребности в питательных веществах в связи с интенсивным обменом веществ. Часто ли они едят корма в течение суток. Свойственна ли кроликам копрофагия – поедание собственного кала. У кроликов нет потовых желез и в связи с этим обусловлены особенности у них реакции на повышение температуры воздуха. У кроликов низкая степень развития ума. Опишите особенности поведенческих реакций в критических ситуациях. У самцов проявляется выраженная агрессивность к сопернику. Опишите, как проявляется эта агрессивность. В общении у кроликов существенную роль играют химическая, звуковая, тактильная и визуальная сигнализации. Проведите наблюдение и опишите особенности поведенческих реакций кроликов на запах и вид новой особи, на новые звуки, при возможности выбора комфортного пола.

Вопросы для самоконтроля

1) Этологические исследования КРС
2) Этологические исследования МРС
3) Этологические кроликов

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Иванов, А.А. Этология с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 624 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5708 — Загл. с экрана.

2. Иванов, А.А. Практикум по этологии с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] / А.А. Иванов, А.А. Ксенофонтова, О.А. Войнова. — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 368 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5707 — Загл. с экрана.

Дополнительная

36. *Иванов, И.И.* Этология с основами зоопсихологии /Санкт-Петергбург – Москва-Краснодар, 2007.-623 с.

37. *Лысов, В.Ф., Максимов, В.И.* Основы физиологии и этологии животных. «Этология животных» М.:Колос. 2004.-255с.

38. *Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С.* Практикум по физиологии и этологии животных. (Глава общая этология) с-226-236. –М.: Колос-255 с.

39. *Гороховская, Е.А.* Этология: Рождение научной дисциплины. С.-Петербург. «Алетея». 2001

40. *Зорина, З.А., Полетаева, И.И., Резникова, Ж.И.* Основы этологии и генетики поведения. М.: МГУ, 2002

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Иванов, А.А. Этология с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 624 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5708 — Загл. с экрана.

2. Иванов, А.А. Практикум по этологии с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] / А.А. Иванов, А.А. Ксенофонтова, О.А. Войнова. — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 368 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5707 — Загл. с экрана.

3. Иванов, А.А. Этология с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 624 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5708 — Загл. с экрана.

4. Иванов, А.А. Практикум по этологии с основами зоопсихологии. [Электронный ресурс] / А.А. Иванов, А.А. Ксенофонтова, О.А. Войнова. — Электрон. дан. — СПб. : Лань, 2013. — 368 с. — Режим доступа: http://e.lanbook.com/book/5707 — Загл. с экрана.

5. *Иванов, И.И.* Этология с основами зоопсихологии /Санкт-Петергбург – Москва-Краснодар, 2007.-623 с.

6. *Лысов, В.Ф., Максимов, В.И.* Основы физиологии и этологии животных. «Этология животных» М.:Колос. 2004.-255с.

7. Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С. Практикум по физиологии и этологии животных. (Глава общая этология) с-226-236. –М.: Колос-255 с.

СОДЕРЖАНИЕ